



N° d'ordre : 3851

# THESE

PRESENTEE A

**L'UNIVERSITE BORDEAUX I**

ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS

Par GERARDEAUX Edward

POUR OBTENIR LE GRADE DE

**DOCTEUR**

SPECIALITE: BIOGEOCHIMIE ET ECOSYSTEMES

## **AJUSTEMENT DE LA PHENOLOGIE, DE LA CROISSANCE ET DE LA PRODUCTION DE BIOMASSE DU COTONNIER (*GOSSYPIMUM HIRSUTUM* L.) FACE A DES CARENCES EN POTASSIUM**

Thèse dirigée par PELLERIN Sylvain et SAUR Etienne

Soutenue le : 07/10/2009

Devant la commission d'examen formée de:

NEY Bertrand

Professeur AgroParisTech

Rapporteur  
(Président du jury)

LECOEUR Jérémie

Professeur Montpellier SupAgro

Rapporteur

JORDAN-MEILLE Lionel

Maître de conférences, ENITAB

Examineur

(Encadrant de thèse)

GBEHOUNOU Gualbert

Maître de Recherche CAMES (Bénin)

Examineur

BARRACLOUGH Peter

Research Manager, Rothamsted research (UK)

Examineur

BACHELIER Bruno

Chef d'équipe CIRAD

Examineur

*Université de Bordeaux I- Les Sciences et les Technologies au service de l'Homme et de l'Environnement*

# Résumé

La déficience en potassium dans les parcelles de cotonnier est un phénomène répandu et en recrudescence. Le problème est d'autant plus marqué en Afrique sub-saharienne que les sols sont pauvres et les systèmes de culture peu intensifs.

Les principaux effets de la carence en potassium référencés dans la littérature sont une réduction de la surface foliaire, une réduction de l'assimilation et une modification des règles de répartition des assimilats entre les compartiments de la plante (tiges, racines, fruits et feuilles). Les connaissances à l'échelle cellulaire sur le rôle du potassium sont nombreuses mais paradoxalement peu de modèles permettent l'intégration de ces résultats à l'échelle du plant et du peuplement. La raison provient de la multiplicité des mécanismes affectés et de la complexité à les intégrer à l'échelle du plant ou du peuplement.

L'objectif de notre travail est de caractériser les effets de la carence en K sur la croissance et le développement du cotonnier avec suffisamment de variables intermédiaires explicatives pour pouvoir proposer un schéma conceptuel compatible avec les concepts utilisés dans les modèles de croissance de cette plante. Cet objectif implique ainsi de porter nos investigations à plusieurs échelles (peuplement, plante, organes, organites) et sur des variables-clés du fonctionnement physiologiques des plantes utilisées dans la modélisation courante telles que la photosynthèse ou le statut hydrique. Nos recherches nous ont aussi amené à mesurer d'autres variables non incluses dans les modèles courants, afin d'affiner notre compréhension du fonctionnement des plantes carencées (teneur en sucres, vitesse de carboxylation, ouverture stomatique ...).

Pour satisfaire à ces objectifs, deux types complémentaires d'expérimentations ont été menés : 1) des essais en plein champs, en condition pluviale stricte ont été conduits au Bénin, deux années de suite, sur deux sites différents : à Aplahoué en 2004 et à Savalou en 2005. Il s'agit d'essais comparant différents niveaux de fertilisation en potassium. L'objectif de ces essais était d'étudier les effets de la carence à l'échelle du peuplement. 2) Par la suite, une expérimentation en serre et en hydroponie a été conduite (Bordeaux, 2006) avec l'objectif d'analyser finement les processus affectés à l'échelle du plant et de l'organe. Les essais en peuplement comme l'essai en serre ont permis d'obtenir des gammes de teneur en potassium variées, grâce à des niveaux d'alimentation variés (3 niveaux au champ, 4 en serre). Les teneurs planchers des plantes les plus carencées se situaient aux alentours de 8 à 10 mg g<sup>-1</sup>, ce qui contraste avec les teneurs maximum mesurées qui avoisinaient les 30 mg g<sup>-1</sup>.

L'indice foliaire des traitements carencés des essais en peuplement est inférieur à celui des témoins en raison d'un moins grand nombre de feuilles et d'une taille individuelle réduite. Dans les essais en serre, une importante réduction de la surface foliaire est aussi observée mais la part de la réduction de la surface individuelle dans la réduction de la surface totale est plus prononcée. L'analyse des dynamiques de croissance des surfaces foliaires montre que l'accroissement relatif des feuilles est identique quels que soient les niveaux de carence mais que la taille des organes à l'émergence est plus petite pour les plants carencés. En revanche, les entrenœuds des plants carencés ont à la fois une taille réduite à l'émergence et une croissance relative plus faible.

A l'échelle du peuplement aucune différence d'efficacité de conversion de la lumière n'est observée ; en conséquence, les réductions de biomasse sèche observées sont entièrement dues à une diminution de l'efficacité d'interception du rayonnement. En revanche, l'efficacité de conversion du rayonnement intercepté de l'essai en serre est affectée par la carence en K mais uniquement pour le traitement le plus carencé. Les mesures d'échanges gazeux en serre à Bordeaux montrent également que la photosynthèse est affectée mais uniquement dans les traitements les plus carencés. Cette réduction est due à deux effets concomitants : une mauvaise ouverture stomatique et une vitesse de carboxylation maximum réduite.

La répartition de la biomasse dans tous les essais est modifiée par la carence en potassium au profit des feuilles et au détriment des organes hétérotrophes. Cet effet se manifeste aussi à l'échelle du plant à travers une augmentation du poids spécifique des feuilles et une diminution relative de la masse des tiges et des racines.

Les sucres foliaires et les potentiels hydriques n'ont été observés qu'en serre. Les résultats montrent une accumulation forte et précoce des hexoses et du saccharose dans les jeunes feuilles entièrement déployées. En revanche, le statut hydrique n'est pas significativement affecté par les traitements.

Les résultats obtenus au cours des expérimentations permettent de tirer les conclusions suivantes :

- i) Les fonctions biophysiques du K, relatives à son rôle d'osmoticum, ne sont pas intervenues ou ont été compensées de telle sorte qu'elles ont joué un rôle secondaire sur les diminutions de croissance observées.

- ii) L'accumulation des sucres constatée dans les feuilles adultes des plantes carencées est due à un défaut de chargement du phloème en saccharose.
- iii) la baisse de photosynthèse mesurée aux fortes carences peut en partie s'expliquer par l'accumulation des sucres solubles.
- iv) la diminution du nombre et de la taille des primordia peut trouver son origine dans le blocage des sucres.

Un schéma conceptuel de la carence en K est proposé:

- i) La carence démarre lorsque la plante croît mais que les ressources en potassium sont limitées, la dilution du K dans les tissus végétaux en croissance se manifeste par une diminution de sa mobilité. La diminution du K entraîne une réduction proportionnelle de la vitesse de transport des assimilats et en conséquence une augmentation des teneurs en saccharose dans les feuilles. Les organes hétérotrophes (bourgeons, tiges, racines, organes fructifères) sont donc moins bien alimentés en assimilats. Ceci aboutit à une augmentation de la masse spécifique des feuilles par concentration de la matière sèche et à une augmentation de la proportion des feuilles dans la biomasse totale.
- ii) Dans un second temps le potassium continue de se diluer. L'augmentation de la concentration en sucres dans les feuilles se poursuit et se combine à une moindre assimilation du carbone pour réduire encore la quantité d'assimilats disponibles pour les organes en croissance.

La modélisation des effets du potassium sur la croissance et le développement du cotonnier pourra suivre ce schéma. Les modèles qui simulent une croissance potentielle des organes en fonction des relations source/puits au moment de leur initiation seront particulièrement adaptés. Une restriction des exportations des assimilats devrait rendre compte de façon satisfaisante des principales modifications causées par une carence en K. Les modèles plus génériques se basant sur l'interception et la conversion du rayonnement devront prendre en compte une modification précoce de la répartition des assimilats et de la masse spécifique des feuilles et pour des niveaux de carence forte une baisse de l'efficacité de conversion du rayonnement intercepté en biomasse.

## Mots-clés

**Coton (*Gossypium hirsutum* L.), potassium, photosynthèse, matière sèche, surface foliaire, LAI, interception/conversion du rayonnement, sucres, répartition des assimilats, ratio d'expansion relatif.**

# ADJUSTMENT OF PHENOLOGY, GROWTH AND DRY MATTER PRODUCTION OF COTTON (*GOSSYPIUM HIRSUTUM* L.) FACING POTASSIUM DEFICIENCY.

## Summary

Potassium deficiency is a common phenomenon in cotton parcels. This problem is quite important in sub-Saharan Africa, where soils are poor and cropping systems are very low intensive.

The main effects of potassium deficiency referenced in scientific literature are: (a) a reduction in leaf area, (b) a decrease in nutrient assimilation, and (c) a modification of nutrient repartition amongst compartments (i.e. stems roots, fruits, and leaves). Even though knowledge at the cellular level on the role of potassium is wide, ironically, only but a few models integrate results at the plant or stand levels. The reason comes from the multiplicity of mechanisms used and the complexity of integrating them throughout the plant or stand.

The objective of our work is to characterize the effects of K-deficiency on the growth and development of cotton plants by including sufficient intermediate explanatory variables to provide a comparable scheme with the concepts used in growth models for this plant. This objective implies that our research focuses on different scales (i.e. stand, plant, organ, cell) and on physiological variables used in current models such as photosynthesis or water status. Our research had also led us to measure other variables not included in current models, to refine our understanding of the mechanisms of how deficient plants grows (i.e. sugar rates, carboxylation speed, stomata opening...).

To meet these objectives, two complementary types of experiments were conducted: (i) field trials were performed in Benin on two different sites, Aplahoué in 2004 and Savalou in 2005, with strict rainfall conditions to compare different levels of potassium-fertilization and describe the effects of K-deficiency at the stand level. (ii) and a greenhouse hydroponic experiment was done in Bordeaux, France in 2006 to analyze the processes used throughout the plant and the organ. The field and the greenhouse tests had different levels of potassium fertilisation (2 to 3 levels in the field, 4 in the greenhouse) and gave us wide ranges of potassium contents in leaves. The minimum value of the leaf K content for the deficient plants were around 8 to 10 mg kg<sup>-1</sup>, which contrasts with the maximum values measured that were around 30 mg g<sup>-1</sup>.

The leaf area index of deficient treatments is inferior to that of controls due to a lower number of leaves and smaller leaf sizes. In the greenhouse test, an important decrease of leaf area is observed but the proportion of the reduction due to a reduction in individual leaf size is more pronounced than in the field experiments. The temporal analysis of the leaf area growth shows that the relative increase in size of the individual leaves is the same whatever the level of K-deficiency but that the size of the organs at emergence from apical buds is smaller for K-deficient plants. In counterpart, internodes of K-deficient plants have smaller length at emergence and a decreased relative growth rate.

At stand level, no difference of light conversion efficiency is observed. As a result, observed reductions of dry biomass are essentially due to a decrease in light interception. However, radiation use efficiency in greenhouse tests are affected by K-deficiency but only for the most K-deficient treatment. Measures on gas exchanges made in greenhouse experiment also shows that photosynthesis is affected only for the most K-deficient treatments. This reduction is due to two concomitant effects: poor stomatal opening and a reduction in the maximum velocity of carboxylation.

The relative distribution in biomass for all the tests is modified by the potassium-deficiency, benefiting leaves at the expense of the heterotrophic organs. This effect is observed at the plant level through an increase in the specific leaf weight and a relative decrease in stem and root biomass.

The leaf soluble sugars and the water potential were observed in the greenhouses experiment. Results show an early accumulation of hexoses and sucrose in first fully expanded leaves. In contrast, water status was not significantly different amongst treatments.

The results of these experiments may lead to the following conclusions:

- i) Potassium biophysical functions, in regards to its osmoticum role, did not intervene or were compensated. Its role on the observed growth reduction is secondary.
- ii) Sugar accumulation in leaves of deficient plants is due to a misled sucrose phloem discharge.
- iii) Measured photosynthesis reduction at very high levels of K-deficiency may be explained by the accumulation of soluble sugars.
- iv) The decrease in number and size of primordial may find its origin in sugar blocking.

A conceptual K-deficiency scheme is proposed:

- i) Deficiency starts when plant grows but finds limited K resources, leading to diluted K in growing plant tissues. First effect is a reduction in K mobility. K-decrease brings about a proportional decrease of nutriment transport and, in consequence, an increase of leaf sucrose content. Heterotrophic organs (i.e. buds, stems, roots, fruiting organs) are then less furnished with assimilates, leading to a higher specific leaf mass through concentration of dry mass and, to an increase of leaves biomass/total biomass ratio.
- ii) K continues to dilute. Increase of leaf sugar content continues and combines with less carbon production, diminishing even more the quantity of available nutrients for growing heterotrophic tissues.

Modelling the effects of potassium on growth and development of cotton plants may follow this scheme. Models that simulate potential organ growth in function of the source/sink relationship from the beginning will be particularly adapted. Taking into account assimilate export restrictions should satisfy the principal modifications caused by K-deficiency. More generic models based on interception and conversion of light should include early modifications of dry matter repartition and specific leaf weight. Radiation use efficiency should only decrease for strong K-deficiency levels.

## **Keywords**

**Cotton (*Gossypium hirsutum* L.), potassium, photosynthesis, dry matter, leaf area, LAI, radiation interception/conversion, sugars, assimilates partitionning, Relative expansion rate.**

# REMERCIEMENTS

« Mais que suis-je venu faire dans cette galère ? »

Me voici de retour sur les bancs de faculté à apprendre l'archéo-arithmétique maya et l'épistémologie de la Grèce antique. J'aurai bien voulu placer quelques mots maya ou citer les anciens dans le document mais le jus me manque après ce long travail de rédaction.

Le moment est venu de remercier celles et ceux qui ont participé de près ou de loin à ce travail.

Professionnellement d'abord, tous ceux qui ont mené avec moi les essais : Blaise Fadoegnon, Isidore Amonmide, Marc Adjaoke, Diane Gnitangni of the Centre de Recherche Agricole Coton et Fibres de Bohicon, Céline Gire, Sylvie Millin, Cyril Ardouin et Julie Constantin de l'ENITAB, UMR TCEM à Bordeaux. Merci aussi aux Anglophones et autres correcteurs de mon anglais David Manley, Georges Felix, Hana Chair et Pablo Titonell.

Michel, quelle drôle d'idée as-tu eu de me proposer une thèse sur le potassium lorsque j'étais tranquillement installé au Bénin pour concevoir des nouveaux itinéraires techniques (NCC). Merci de tes conseils et encouragements.

Lionel, que m'a-t-il pris de t'aborder au congrès de l'ESA à Cordoue après avoir écouté ton exposé sur le rôle du potassium sur la croissance foliaire du maïs. Pourquoi m'as-tu fait confiance ? Tu étais pourtant expérimenté ! Tu n'as pas ménagé ton temps et ta concentration, lorsque tes étudiants te le permettaient, pour m'aider à écrire cette thèse et ces articles.

Etienne, merci de m'avoir ouvert la porte de ton équipe à l'ENITAB. Merci de m'avoir motivé et relancé par quelques idées ou encouragements lorsque je patinais. Cette thèse est le fruit d'une collaboration entre l'INRAB, le CIRAD et l'UMR INRA/ENITAB TCEM.

Florent, je te remercie pour tes encouragements et ta relecture. Merci de m'avoir soutenu en ta qualité de Chef d'URSCA du CIRAD.

J'adresse un remerciement particulier à Sylvain Pellerin dont la rencontre a été pour moi d'une grande richesse. Par ton niveau d'exigence envers toi-même et envers les autres, tu m'as poussé à donner le meilleur de moi-même. Tes relectures détaillées, attentives et méthodiques m'ont permis d'améliorer considérablement mon travail. Sans ce travail, je n'aurais probablement pas abouti. Pardon pour mes approximations qui t'ont souvent agacées et encore merci pour avoir dirigé cette thèse.

Personnellement ensuite à ma famille qui m'a supporté et encouragé. En particulier Hana qui m'a suivi au Bénin, à Bordeaux et à Montpellier. Toi qui m'a aidé et soutenu tant de fois. A mon père qui aurait été fier d'être là. A Lionel que je remercie encore une fois et considère aussi comme un ami. Enfin merci à ceux qui m'ont élevé et éduqué pour avoir développé ma curiosité et une capacité à douter, qualités essentielles pour un chercheur.

# LISTE DES ABREVIATIONS

## SIGLES ET ACRONYMES

AFNOR: Association Française de Normalisation  
CCIC: Comité Consultatif International du Coton  
CIRAD: Centre de Coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement  
CNUCED: Conférence des Nations Unies sur le Commerce et le Développement  
ENITAB: Ecole Nationale d'Ingénieur des Travaux Agricoles de Bordeaux  
ICAC : International Cotton Advisory Committee  
INRA: Institut National de la Recherche Agronomique  
INRAB: Institut National de Recherche Agricoles du Bénin  
OMC: organisation mondiale du commerce  
OGM: organisme génétiquement modifié  
UMR: Unité Mixte de Recherche

## ABREVIATIONS SCIENTIFIQUES

Ci/Ca: CO<sub>2</sub> sous stomatique/CO<sub>2</sub> ambiant  
CEC: cationic exchange capacity  
DAE: day after emergence  
DM: dry matter  
FTSW: fraction of transpirable soil water  
Jmax: maximum velocity of electron transport  
LAI: leaf area index  
MS: matière sèche  
N, P, K, S, B, Mg, Na, Ca: azote, phosphore, potassium, soufre, bore, magnesium, sodium, calcium  
OM: organic matter  
PAR: photosynthetically active radiation  
SLW: specific leaf weight  
RUE: radiation use efficiency  
Rd: dark respiration  
R/S: root/shoot  
Vcmax: maximum carboxylation velocity

# SOMMAIRE

## SOMMAIRE

## LISTE DES TABLEAUX

## LISTE DES FIGURES

<b>INTRODUCTION</b>	<b>1</b>
<b>Importance et difficultés récentes du coton dans les zones d'Afrique sub-saharienne</b>	<b>3</b>
<b>Problématique de la gestion de la fertilité des sols et de la fertilisation du coton dans ce contexte</b>	<b>5</b>
<b>Problématique de la nutrition potassique du cotonnier</b>	<b>5</b>
De l'importance spécifique du potassium vis-à-vis de la culture pluviale du cotonnier	5
Le potassium : un facteur limitant de la production agricole en Afrique de l'Ouest	7
Rôle du développement agricole face aux enjeux de la baisse de la fertilité des sols	8
Objectif général de la thèse et contribution aux questions de développement	8
<b>SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE</b>	<b>10</b>
<b>État des connaissances sur la croissance et le développement d'une plante de cotonnier et sa modélisation</b>	<b>10</b>
Généralités	10
Modélisation de la croissance du peuplement de cotonnier	11
<b>Rôle du potassium dans les plantes supérieures</b>	<b>12</b>
Absorption du potassium par les plantes	12
Les fonctions liées à la mobilité du potassium	14
Le modèle de compartimentation du potassium de Leigh et Wyn Jones	14
Les fonctions biophysiques du potassium vacuolaire	16
Les fonctions biochimiques dans le cytoplasme	18
Problématique de l'intégration des fonctions	18
<b>Réponse des plantes à une déficience en K</b>	<b>20</b>
Les raisons d'une forte variabilité de l'efficacité en K	20
Effets de la carence K sur le développement, la croissance et le fonctionnement de la plante	20
Synthèse sur les effets possibles d'une déficience en K sur le fonctionnement à l'échelle de la plante	22
<b>Objectif et démarche de la thèse</b>	<b>25</b>
Objectif	25
Démarche	26
Choix méthodologiques	26
<b>RESULTATS</b>	<b>29</b>
<b>Radiation interception and conversion to biomass in two potassium-deficient cotton crops in South Benin</b>	<b>30</b>
Résumé en français	31
Abstract	33
Introduction	33
Materials and methods	34
Results	39
Discussion	44



<b>Effect of carbon assimilation on dry weight production and partitioning during vegetative growth of K-deficient cotton (<i>Gossypium hirsutum</i> L.) plants</b>	<b>50</b>
Résumé en français	51
Introduction	53
Materials and Methods	54
Results	58
Discussion	65
 <b>Changes in plant morphology and dry matter partitioning caused by potassium deficiency in <i>Gossypium hirsutum</i> (L.)</b>	 <b>70</b>
Résumé en français	71
Abstract	73
Introduction	73
Materials and methods	74
Results	78
Discussion	85
 <b>SYNTHESE ET CONCLUSIONS</b>	 <b>89</b>
 <b>Une étude sur les effets d'une carence en K sur cotonnier: pourquoi et comment?</b>	 <b>89</b>
Rappel de la problématique et des objectifs poursuivis	89
Choix méthodologiques	91
 <b>Rappel des résultats</b>	 <b>91</b>
Comparaison des carences en K	91
A l'échelle de la plante	92
A l'échelle de l'organe	92
Effets biophysiques et biochimiques de la carence en K	93
 <b>Mécanismes physiologiques concernés par la carence en K</b>	 <b>93</b>
 <b>Schéma général de l'effet de la carence en K</b>	 <b>95</b>
 <b>Améliorations possibles de nos résultats</b>	 <b>97</b>
Rôle du K dans les mécanismes de l'expansion végétative	97
Modélisation de la croissance végétative des plantes prenant en compte le statut K des plantes	97
Interaction avec d'autres stress	98
 <b>Perspectives pour la mise au point d'itinéraires techniques</b>	 <b>98</b>
 <b>REFERENCES</b>	 <b>100</b>

# LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Rang du coton brut en tant que source de devises à l'exportation de produits de base en 2006. (% de la valeur du coton dans les exportations)	2
Tableau 2: Bilan mondial des éléments majeurs dans les cultures	6
Tableau 3 : Fréquences (%) des symptômes de déficiences observés dans les régions cotonnières du Mali en 2004, par rapport au nombre de parcelles visitées (104 parcelles réparties dans 12 villages).	6
Tableau 4: Revue des effets d'une carence en K sur les composantes du potentiel hydrique et le contenu en eau des feuilles.	15
Tableau 5: Liste des principaux articles étudiés décrivant les effets du K sur la croissance des plantes, variables décrites et niveaux de carence appliqués.	19
Table 6: Cotton crop management sequences and soil-climate conditions from emergence until 90 days after emergence in trials carried out at Aplahoué in 2004 and Savalou in 2005. Average nutrient concentrations in soil are measured at mid season, for the 0–400 mm horizons.	35
Table 7: Effects of K applications on the node number of the first fruiting branch (FFB), number of vegetative branches (NbVB), number of days between planting and flowering (FLO) and plant height in the field experiments at Aplahoué in 2004 and Savalou in 2005. FFB, NbBV and height are the means for 60 plants.	35
Table 8: Effects of K applications on cumulative intercepted radiation from emergence to 90 days after planting (PARi; MJ/m <sup>2</sup> ), above-ground biomass production at mid-flowering (g/m <sup>2</sup> ) and radiation use efficiency (g DM/MJ) in field experiments at Aplahoué in 2004 and Savalou in 2005. All data represent means for 60 plants.	42
Table 9 : Effects of K applications on above-ground biomass partitioning in the field experiments at Aplahoué in 2004 and Savalou in 2005. All data represent means for 60 plants.	42
Table 10: Summary of the specific effects of K deficiency on rain-fed cotton crops at Aplahoué in 2004 and Savalou in 2005. Figures are the ratios calculated for each variable between the K deficient treatment and the control (K0/K80 and K0/K60 for Aplahoué-2004 and Savalou-2005, respectively).	45
Table 11: Variations in K content in leaf DW (mg g <sup>-1</sup> ), total cation molarity (mM) and soluble sugars content in leaf DW (mg g <sup>-1</sup> ) at the three measurement dates, according to the potassium concentration in the nutrient solution. Means with the same letters are considered to be not different at $p = 0.05$ .	57
Table 12: Mean values for leaf area, mainstem node number, total DM, proportion of leaves in DM, root/shoot ratio, SLW, Ci/Ca, total water content and RUE according to the potassium concentration in the nutrient solution.	59
Table 13: Foliar K concentration (mg g <sup>-1</sup> ), foliar cations and total molarity (mM) and sugar contribution to osmolarity (%) at 50 DAE according to the potassium concentration in nutrient solution. Means with the same letters are considered not to be different at $P = 0.05$ .	77
Table 14: Mean values for the leaf area (cm <sup>2</sup> ), total DW (g plant <sup>-1</sup> ), leaf number, leaf area (cm <sup>2</sup> ), node number and length (cm) on main stem, vegetative and fruiting branches, according to the potassium concentration in nutrient solution at 50 DAE and RER maximum of internode length (cm cm <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> ), RER maximum of leaf area (cm <sup>2</sup> cm <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ), leaf area (cm <sup>2</sup> ) and internode length (cm) at emergence. Means with the same letters are considered not to be different at $P = 0.05$ .	79
Table 15: Total and leaf water content at 50 DAE and potentials (MPa) according to the potassium concentration in nutrient solution. Means with the same letters are considered not to be different at $P = 0.05$ .	83
Tableau 16: Caractéristiques des essais constituant le dispositif expérimental	90

# LISTE DES FIGURES

Figure 1: Expérimentation en serre, Bordeaux 2006	1
Figure 2: Symptômes foliaires de déficience en potassium de cotonniers jeunes (haut) et à maturité (bas)	1
Figure 3: Rendements en coton-fibre dans les principaux pays producteurs d'Afrique francophone. Source ICAC.	2
Figure 4: Utilisation des engrais en Afrique sub-saharienne, 1980–1999. Source: World Bank (2001)	4
Figure 5: structure schématique d'un plant de cotonnier montrant les nœuds de la tige principale, une branche végétative, les branches fructifères, les capsules et une fleur. (d'après Oosterhuis et al. 1992).	9
Figure 6: Compartimentation du K dans les cellules végétales selon Leigh et Wyn Jones (1984). Biomasse sèche relative : biomasse sèche du plant carencé/biomasse sèche du plant témoin.	13
Figure 7 :Effect of an insufficient ( $K_1$ ) and a sufficient ( $K_2$ ) potassium supply on the water potential ( $\Psi$ ), the osmotic potential ( $\Psi_s$ ), and the pressure potential ( $\Psi_p$ ) in the younger leaves	13
Figure 8: corrélation entre le pH de la surface des feuilles et la vitesse d'accroissement des feuilles de maïs. Les différents symboles représentent différentes expérimentations, chaque point représente une mesure. (Van Volkenburgh et Boyer, 1985)	17
Figure 9: Profils relatifs de quantités de K, Cl et P à travers des stomates ouverts et fermés. (Humble et Raschke, 1971)	17
Figure 10: Relationship between the relative LAI and the number of visible leaves. The top curve represents the relative LAI ( $LAI\ K0\ calc/ LAI\ K4\ obs$ ) at a given plant stage. This curve estimates the LAI reduction due to the reduced size of individual leaves. The middle curve (dotted line with square marks) represents the relative green LAI ( $Green\ LAI\ K0\ calc/ Green\ LAI\ K4\ obs$ ) at a given plant stage. This curve estimates the LAI reduction due to the reduced size of individual leaves and accelerated senescence. The bottom curve represents the relative observed LAI ( $LAI\ K0 / LAI\ K4$ ) at a given date, plotted versus the number of visible leaves in the K4 treatment. This curve estimates the LAI reduction due to the reduced size of individual leaves, accelerated senescence and delayed leaf appearance (Jordan-Meille and Pellerin, 2004).	21
Figure 11: schéma conceptuel du rôle du potassium dans le fonctionnement d'une plante	23
Figure 12: Simulated and observed fraction of transpirable soil water (FTSW). Lines link daily simulated data for Aplahoué-2004 (solid line) and Savalou-2005 (dotted line) and squares represent observed data in Aplahoué-2004 (open squares) and Savalou-2005 (solid squares).	35
Figure 13: Number of leaves per plant for different K treatments in the Aplahoué-2004 (a) and Savalou-2005 (b) experiments. Each point represents the mean for 60 plants. The horizontal bar indicates that the difference in the number of leaves between K0 and K60 or K80 is significant at $P < 0.05$ . Vertical bars are confidence intervals at alpha 0.05.	38
Figure 14: Average area of individual leaves as a function of thermal time for three K treatments at Aplahoué in 2004. Each point represents the mean for 60 plants. Vertical bars are confidence intervals at alpha 0.05.	40
Figure 15: Distribution of individual leaf area for cotton crops at early flowering (60 DAP) for the different K treatments at Aplahoué in 2004 (a) and Savalou in 2005 (b). Percentages were calculated for all leaves in 60 plants per treatment, representing 2900 leaves in the Aplahoué-2004 and 1500 in the Savalou-2005 experiments.	40
Figure 16 : Leaf area index for a cotton crop as a function of the post-emergence thermal time for the different K treatments at Aplahoué in 2004 (a) and Savalou in 2005 (b). Each point represents the mean for 60 plants. The horizontal bar indicates periods where the differences in LAI between K0 and K60 or K80 were significant at $P < 0.05$ . Vertical bars are confidence intervals at alpha 0.05.	43
Figure 17: Relationship between the relative LAI and thermal time at Aplahoué in 2004 (a) and Savalou in 2005 (b). The lower curve (dotted line) represents the relative LAI ( $LAI\ K0 / LAI\ control$ ) which estimates the LAI reduction due to the reduced size of individual leaves and the reduced number of leaves. The upper curve represents the relative LAI of a K0 treatment that would have the same number of leaves as the control ( $LAI\ K0\ calc/ LAI\ control$ ). This curve estimates reduction in LAI due to the reduced size of individual leaves only. The numbers in italics represent the percentage of the total reduction of the LAI that is accounted for by the lower number of leaves.	45
Figure 18: Leaf potassium concentrations for different K treatments in the Aplahoué-2004 (a) and Savalou-2005 (b) experiments. K was applied to the soil at 130 °Cd post-emergence. K was determined for whole plant leaves and expressed on a dry weight basis. Vertical bars are confidence intervals at alpha 0.05.	47

Figure 19: Leaf cation concentrations for different K treatments in the Aplahoué-2004 (a) and Savalou-2005 (b) experiments. K was applied to the soil at 130 °Cd post-emergence. Cation concentrations were expressed on a leaf dry weight basis. Vertical bars are confidence intervals at alpha 0.05.	47
Figure 20: Relationship between sucrose and potassium concentrations in the first expanded leaves at 20, 40 and 50 DAE.	60
Figure 21: Leaf osmotic (a), water (b) and turgor (c) pressures as a function of leaf K content. Data, quadratic regression model, regression coefficient and sign. test. Measurements were performed at 20, 40 and 50 DAE.	61
Figure 22: Response curve of net assimilation to light intensity for four potassium levels, measured at 20 DAE (a), 40 DAE (b) and 50 DAE (c). Each value is the mean for five plants. Vertical bars represent +/- standard deviation. The horizontal bar indicates that the difference in assimilation between treatments is significant at $P < 0.05$ . Measurements were obtained at air $T = 25^{\circ}\text{C}$ , $\text{RH} = 60\%$ and air $\text{CO}_2 = 400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ .	62
Figure 23: Average response curve of net assimilation to internal $\text{CO}_2$ concentration ( $\text{Ci}$ ) for four potassium levels, measured at 20 DAE (a), 40 (b) and 50 DAE (c). Each value is the means for four plants. Vertical and horizontal bars around each point represent +/- the standard deviation. The horizontal bar indicates that the difference the assimilation between treatments is significant at $P < 0.05$ . Measurements were obtained at air $T = 25^{\circ}\text{C}$ , $\text{RH} = 60\%$ and $\text{PAR} = 3000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .	64
Figure 24: Dark respiration (a), $\text{V}_{\text{cmax}}$ (b), $\text{J}_{\text{max}}$ (c) and $\alpha$ (d) as a function of K content in leaf DW. Linear regression equations and $\text{R}^2$ when $P < 0.05$ at 40 and 50 DAE.	66
Figure 25: Variations in PAR (a) and $\text{g}_\text{s}$ (b) within a day for 4 potassium treatments taken at 50 DAE. Values are means of 5 plants. Vertical bars represent +/- standard deviation. Measurements were obtained at natural radiation. Leaf temperature was maintained to to $25^{\circ}\text{C}$ and $\text{RH}$ to $60\%$ , $\text{CO}_2 \text{ R} = 400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ .	66
Figure 26: K, other inorganic cation ( $\text{Ca} + \text{Mg} + \text{Na}$ ) and sugar osmolarity for 4 K treatments at 50 DAE. Values are means for the first fully expanded leaf of 5 plants. Vertical bars represent +/- standard deviation.	68
Figure 27: observed and simulated DW of cotton plants. Full circles (●) represent data from complete model and empty circles (○) data from model with only photosynthesis effect.	68
Figure 28: Relationship between SLW (a), net assimilation at $1500 \mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$ on an leaf area basis (b) or on leaf DW basis (c), sucrose in the first fully expanded leaves (d), and average potassium concentrations in leaves, for three sampling dates (140, 350 and 500 °Cd). Each dot represents the mean values for each treatment. Vertical bars are confidence intervals at $P = 0.05$ .	80
Figure 29: Time course of relative expansion rate of leaf area (a) and internode length (b) from apical bud emergence to end of growth according to 4 K treatments.	81
Figure 30: Time course of relative cumulated leaf area reduction ( $\text{K0/K3}$ ) on main-stem, vegetative and fruiting branches.	82
Figure 31: average ratio of DM allocation to leaf, stem, root and fruit parts from 20 to 40 DAE (a) and 40 to 50 DAE (b) according to K applied in nutrient solutions. Each dot represents the mean values for each treatment.	83
Figure 32: comparaison des teneurs en K foliaire dans les essais (parcours de 0 à $500^{\circ}\text{Cj}^{-1}$ en trait plein et de 500 à $1000^{\circ}\text{Cj}^{-1}$ en pointillé).	90
Figure 33: schéma en trois étapes de l'effet d'une carence en potassium sur le fonctionnement photosynthétique et la circulation du carbone dans la plante.	94

# INTRODUCTION



Figure 1: Expérimentation en serre, Bordeaux 2006



Figure 2: Symptômes foliaires de déficience en potassium de cotonniers jeunes (haut) et à maturité (bas)

Tableau 1 : Rang du coton brut en tant que source de devises à l'exportation de produits de base en 2006 (% de la valeur du coton dans les exportations).

1 <sup>er</sup> rang	2 <sup>ème</sup> rang	3 <sup>ème</sup> rang	4 <sup>ème</sup> rang	5 <sup>ème</sup> rang
<ul style="list-style-type: none"> <li>- Tuvalu (91.2%)</li> <li>- Bénin (86.1%)</li> <li>- Mali (75.6%)</li> <li>- Burkina Faso (67.6%)</li> <li>- Ouzbékistan (37.8%)</li> <li>- Togo (31.3%)</li> <li>- Kirghizistan (27%)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Tokelau (25%)</li> <li>- Zimbabwe (20.5%)</li> <li>- Samoa américaines (12.3%)</li> <li>- Tadjikistan (8.6%)</li> <li>- Turkménistan (3.1%)</li> <li>- Tchad (3%)</li> <li>- Burundi (2.2%)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Soudan (17.7%)</li> <li>- Inde (8.3%)</li> <li>- Pakistan (6.7%)</li> <li>- Malawi (2.9%)</li> <li>- Rép. Centrafricaine (2.4%)</li> <li>- Zambie (2.2%)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Tanzanie (10.6%)</li> <li>- Afghanistan (7.3%)</li> <li>- Barbades (4.8%)</li> <li>- Cameroun (4.2%)</li> <li>- Syrie (3.8%)</li> <li>- Azerbaïdjan (0.9%)</li> <li>- Nigeria (0.9%)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Grèce (9.8%)</li> <li>- Sénégal (5.4%)</li> <li>- Paraguay (3.1%)</li> <li>- Côte d'Ivoire (2.9%)</li> <li>- Maurice (2.7%)</li> <li>- Mozambique (2.5%)</li> <li>- Gambie (2%)</li> </ul>

Source: secrétariat de la CNUCED

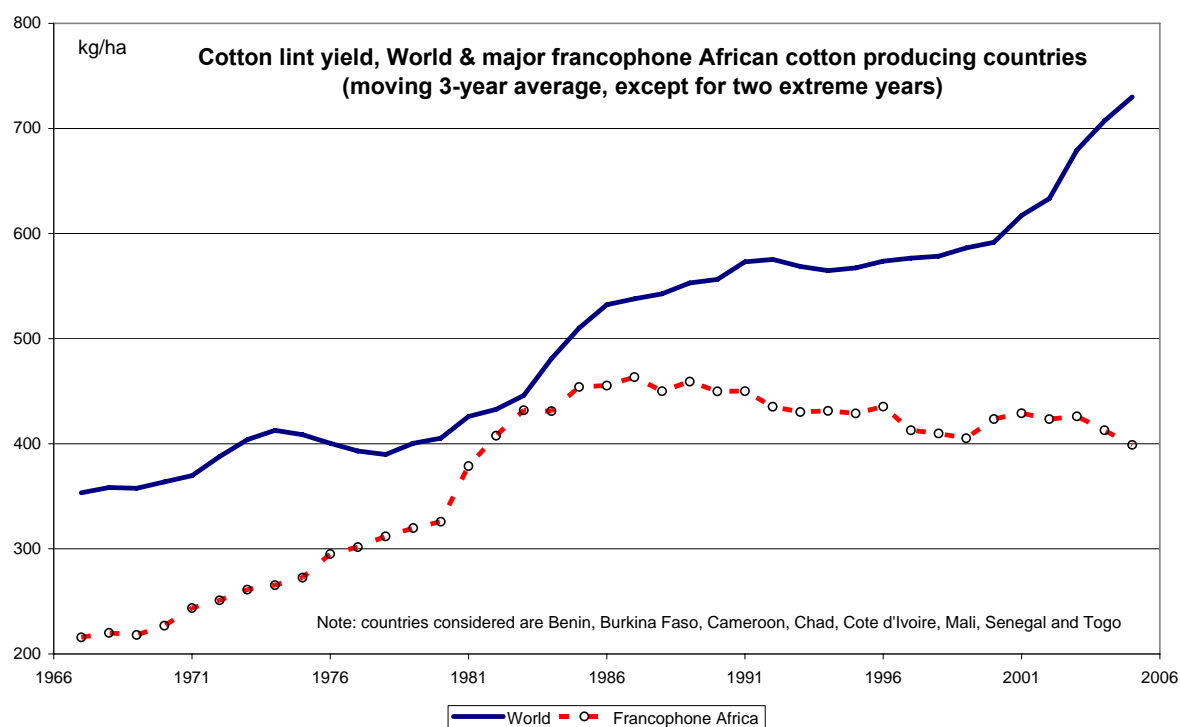


Figure 3 : Rendements en coton-fibre dans les principaux pays producteurs d'Afrique francophone. Source: ICAC.

## Importance et difficultés récentes du coton dans les zones d'Afrique sub-saharienne

Au cours des cinquante dernières années, la culture pluviale du cotonnier a été le moteur du développement économique des zones de savane africaines. Elle a été le vecteur des innovations qui ont modernisé le paysage agricole africain. Peuvent être rappelées ici, l'introduction du semis en ligne et la vulgarisation de la fertilisation chimique dans les années 50, l'utilisation d'insecticides, l'introduction de la culture attelée et de l'usage des herbicides ensuite, et dès les années 80, la mise en place des organisations paysannes à l'origine d'un mouvement coopératif qui structure le paysage agricole africain d'aujourd'hui. Elle tient encore ce rôle aujourd'hui avec l'apparition des OGM, la vulgarisation des traitements sur seuil, les systèmes de culture innovants (systèmes de culture sous couvert végétal, travail minimum du sol).

En Afrique sub-saharienne francophone, les superficies cotonnières en 2005 couvrent 2.6 millions ha selon le CCIC. Cela représente 3 % des superficies cultivées et environ 15 millions de personnes vivant des revenus du coton (Esteulle et Perenne, 1996). Dans les exploitations agricoles africaines cultivant le coton, 15 à 20 % de la sole est allouée à cette culture (Coopération, 1991). La production est exportée à plus de 95 % et le groupe des pays francophones africains représente 10 % des exportations mondiales. A l'échelle nationale, les filières cotonnières sont un élément majeur du tissu économique (Tableau 1) ; en particulier pour les pays africains les plus enclavés (Tchad, Mali et Burkina Faso) pour lesquels le coton représente plus de la moitié des exportations en devises (Fok, 1997).

Comme l'illustre la figure 3, les rendements moyens en Afrique francophone subissent une lente régression depuis 25 ans. Le rôle de la culture cotonnière dans cette région est mis en danger par plusieurs facteurs économiques, agronomiques et écologiques.

- D'un point de vue économique les cours mondiaux du coton ont fortement baissé depuis 10 ans en raison notamment des importantes exportations chinoises, américaines et européennes. Ces pays se sont livrés une guerre économique sans merci à renfort de subventions. La récente plainte déposée à l'OMC par trois pays africains producteurs de coton est une tentative révélatrice de la situation dans laquelle ces pays se trouvent face aux dégradations des termes de l'échange. De plus, les prix des intrants ont suivi une évolution haussière en raison du renchérissement du coût des matières premières et du transport. On assiste donc depuis 10 ans à une stagnation des superficies cultivées et des productions induite par la diminution des revenus agricoles issus du coton.
- D'un point de vue agronomique, l'augmentation des coûts des intrants a amené les paysans à réduire leurs applications d'engrais (Figure 4). L'intensification de la culture a connu son point culminant dans les années 1980 et régresse désormais. L'augmentation des superficies emblavées en coton a été croissante depuis 30 ans. Elle s'est faite principalement par la mise en valeur de terres marginales au potentiel agro-pédo-climatique réduit.
- D'un point de vue environnemental, le coton est une culture fortement attaquée par un complexe de bioagresseurs important, varié et très actif. Aucune grande culture au monde ne consomme autant d'insecticide. L'apparition de résistances aux insecticides chez les principaux ravageurs du cotonnier est observée partout, même en Afrique (Martin *et al.*, 2002).

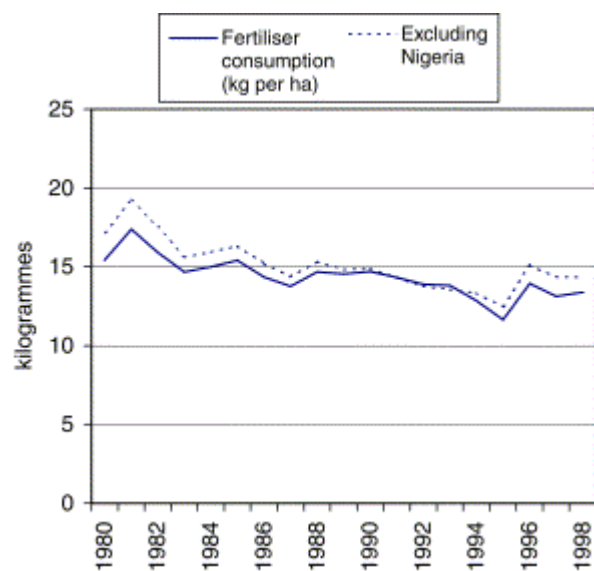


Figure 4 : Utilisation des engrais en Afrique subsaharienne, 1980–1999. Source: World Bank (2001)



## **Problématique de la gestion de la fertilité des sols et de la fertilisation du coton dans ce contexte**

Dans le passé, la densité de population était faible et l'utilisation des terres extensive. Les meilleures terres étaient cultivées pour quelques années puis laissées en jachère longue. Ce système de culture a satisfait les besoins agricoles d'une population à l'équilibre (Ker, 1995).

Avec l'augmentation de la population, plus de terres durent être cultivées et plus longtemps pour répondre aux besoins essentiels des populations rurales. La réduction des temps de jachère et l'extension des terres cultivées aux zones marginales, fragilise désormais la durabilité des systèmes de culture en zone de savane africaine (Winrock, 1992). L'exploitation minière des sols est forte et en accroissement (Sheldrick *et al.*, 2002). Environ 874 millions ha de terres sont considérées cultivables. Sur cette superficie, presque 83 % sont jugées souffrant de contraintes agronomiques, en majorité lié à la fertilité (Poullisse, 2007).

La fertilisation organique peut contribuer à l'amélioration de la fertilité des sols, en particulier pour les sols sableux. Lorsque le taux de matière organique des sols est faible, les éléments minéraux apportés par une fertilisation minérale sont facilement lixiviés en dessous de la zone d'exploration racinaire. Malheureusement, les apports organiques sont peu rentables et rarement disponibles en Afrique sub-saharienne (Sanders *et al.*, 1996).

Sans être suffisante, la fertilisation minérale constitue une des solutions à la baisse de la productivité des sols. Elle a été systématiquement recommandée et relativement bien utilisée par les paysans sur leurs parcelles de coton depuis les années 1950. Toutefois, à partir du début des années 1980, les politiques de réduction de la dette des pays en voie de développement et l'esprit libéral qui accompagna les réformes agricoles induites dans ces pays ont amené à une suppression progressive des subventions aux engrais agricoles et à une réduction des systèmes de crédit aux intrants (World Bank, 2001; Heerink, 2005). A tel point qu'en 2000, il fallait deux fois plus de coton pour rembourser les intrants qu'en 1980. Les cultures vivrières furent aussi touchées par la détérioration de la rentabilité des intrants (Koffi-Tessio, 1998) et les suppressions des « crédits vivriers ». L'absence de liquidité qui caractérise les populations pauvres et le coût élevé des engrais ont amené les paysans à réduire leur utilisation d'engrais.

## **Problématique de la nutrition potassique du cotonnier**

### ***De l'importance spécifique du potassium vis-à-vis de la culture pluviale du cotonnier***

Le potassium est un élément minéral majeur pour le développement et la croissance des plants ainsi que pour l'obtention d'un bon rendement et d'une fibre de coton de qualité (Kerby et Adams, 1985; Cassman *et al.*, 1989). Depuis une vingtaine d'années, les introductions de nouvelles variétés plus performantes à haut rendement se sont accompagnées d'une augmentation de la fertilisation azotée sans que les apports de potassium soient ajustés. De tels changements ont provoqué une augmentation des situations de carence potassique des cotonniers (Bednarz *et al.*, 1998).

De par sa nature de plante à croissance indéterminée, le cotonnier est une plante particulièrement sensible aux fluctuations des conditions trophiques (Gormus et Yucel, 2002). En cas de pénurie de lumière, d'eau ou d'éléments nutritifs, cette plante développe des stratégies adaptatives en ralentissant sa croissance et en provoquant des abscissions d'organes fructifères.

Tableau 2 : Bilan mondial des éléments majeurs dans les cultures

Exportations et intrants	N	P	K
	10 <sup>6</sup> tonnes		
Récoltes	50	10	20
Résidus	25	4	40
Biomasse totale	75	14	60
Engrais inorganiques	80	14	19
Bilan	-5	0	-41

(V. Smil, 1999)

Tableau 3 : Fréquences (%) des symptômes de déficiences observés dans les régions cotonnières du Mali en 2004, par rapport au nombre de parcelles visitées (104 parcelles réparties dans 12 villages).

Région	Azote	Phosphore	Potassium	Magnésium
Fana	12	4	59	57
Koutiala	100	0	97	84
Sikasso	25	0	52	50
Bougouni	46	0	71	0
Kita	10	0	91	58

Lorsque les conditions s'améliorent, de fortes reprises végétatives et fructifères permettent à la plante de maintenir une production dans un environnement fluctuant. Le potassium joue alors un rôle important dans la mobilité des ressources à travers la plante et dans la vitesse de croissance des organes. De plus, le potassium est un élément important pour la régulation des flux d'eau dans la plante à travers son rôle de régulation de l'ouverture et de la fermeture des cellules de garde des stomates. Le cotonnier étant cultivé dans des climats secs, pour lesquels la ressource hydrique est un facteur clé de la réussite économique de la culture, une bonne alimentation potassique est indispensable (Coker et Oosterhuis, 2000).

### ***Le potassium : un facteur limitant de la production agricole en Afrique de l'Ouest***

La baisse de la fertilité des sols provoquée par les pratiques culturales extensives et la diminution des durées de jachère est une tendance générale observée depuis longtemps dans les zones cotonnières au sud du Sahara (Braud et Dubernard, 1971). Bien que la culture cotonnière reçoive une fertilisation minérale complexe (N, P, K, S, B) dans laquelle environ 20 kg/ha de potassium sont apportées, le bilan annuel pour cet élément est négatif d'environ 16 kg/ha (Sheldrick *et al.*, 2002; Fao, 2006). Il faut ajouter à cela l'ensemble des bilans minéraux des cultures vivrières entrant en rotation avec le coton (maïs, arachide, sorgho...). Ces cultures ne reçoivent presque aucune fertilisation et les résidus sont généralement exportés ou pâturés. Les restitutions organiques sont rares. On aboutit ainsi à des bilans pluriannuels très négatifs (Poss *et al.*, 1997; Fao, 2006). La pratique du brûlis parfois exécuté trop précocement en saison sèche, réduit la biomasse sèche végétale contenant le potassium à l'état de cendre sensible à l'érosion éolienne. Cette pratique est d'autant plus dommageable pour le K car, parmi les trois éléments majeurs, il est celui qui repose le plus sur la gestion des résidus de culture. Le tableau 2 illustre à l'échelle mondiale l'importance des exportations du potassium par les cultures et en particulier dans les résidus de récolte. Il met également en évidence l'énorme déséquilibre entre les exportations (biomasse totale) et les apports minéraux de potassium.

De plus, les valeurs des bilans publiés sur les éléments minéraux ne reflètent pas le véritable bilan qui devrait prendre en compte les lixiviations par les pluies, l'érosion et les dégradations de la roche mère. Or on sait que ces trois facteurs sont particulièrement importants dans les conditions tropicales humides. Dans la sous région du Bénin et du Togo, Raunet (1973) et au Kenya, Barber (1979) décrivent l'importance de la lixiviation du potassium peu retenu par les argiles kaolinites. Les sols ferrallitiques ou ferrugineux tropicaux ont des réserves utiles réduites. Sur une profondeur d'un mètre, la réserve utile en eau varie de 30 à 80 mm. De nombreuses pluies ou des successions rapprochées de pluies dépassent ces valeurs et provoquent des lixiviations. Richard (1974) a montré qu'indépendamment de l'avancement du cycle cultural, la carence en potassium est en étroite corrélation avec le cumul des pluies d'une saison de culture.

Les déficiences potassiques de la culture cotonnière, autrefois rares et localisées, se sont généralisées à l'ensemble des zones cotonnières africaines (Crétenet *et al.*, 1994; Tableau 3). Au sud Togo, dans des conditions sociales et pédo-climatiques très similaires à celles du sud Bénin, le potassium est reconnu comme le facteur limitant la production agricole (Marquette, 1986). Ce facteur contribue partiellement à la stagnation et parfois la baisse des rendements du cotonnier. Ce phénomène est accentué par l'introduction, depuis une vingtaine d'année, de nouvelles variétés plus performantes à haut rendement sans que les apports de potassium soient ajustés (contrairement à ceux de l'azote). De tels changements ont provoqué une augmentation des situations de carence potassique des cotonniers (Bednarz *et al.*, 1998).

A court et long terme, les efforts des responsables du développement rural doivent se concentrer sur la fertilisation potassique et la restitution des résidus de récolte. Ces deux facteurs

constituent la plus importante source de potassium pour les cultures (Pieri et Olivier, 1986). Toutefois, les prix des engrais sont en hausse continue et les restitutions de résidus de culture se heurtent souvent à d'autres contraintes phytosanitaires qui par exemple, recommandent le brûlis des résidus pour détruire les inocula de maladies et brûler les stocks de semences d'adventices.

### ***Rôle du développement agricole face aux enjeux de la baisse de la fertilité des sols***

L'objectif des acteurs du développement agricole qui fournissent des conseils aux agriculteurs et aux décideurs de la filière cotonnière est d'assurer la durabilité du système. Ce qui inclut à la fois le maintien du revenu des agriculteurs et celui de la fertilité des sols. La recherche agronomique est sollicitée pour proposer de nouveaux itinéraires techniques qui tiennent davantage compte du rôle du potassium dans l'équilibre du système « sol-plante ». Il y a lieu de concevoir et d'évaluer des itinéraires techniques du cotonnier en tenant compte des nouvelles conditions économiques, agronomiques et environnementales. Le PARCOB, projet d'appui à la recherche cotonnière du Bénin en est un exemple. Il a été conduit grâce à un partenariat CIRAD/INRAB et cofinancé par l'aide française au développement et l'état Béninois. Le PARCOB vise un travail finalisé sur l'élaboration de nouveaux itinéraires. Ce projet veut rompre avec la quasi unicité des recommandations pour la culture cotonnière au Bénin et produire des itinéraires techniques variés, incluant de nouvelles variétés adaptées aux conditions pédo-climatiques locales. Les semis tardifs, le raccourcissement des cycles culturels en raison de la sécheresse, la fertilité réduite des sols constituent les grands jeux de contraintes que le projet souhaite prendre en compte. La mise au point d'itinéraires techniques dans des conditions de fertilité du sol, dégradée en particulier pour le potassium, entre dans le cadre du projet. Le projet est constitué de 3 axes de recherche, (i) la définition des potentialités du milieu et le diagnostic agronomique des contraintes, (ii) la mise au point d'itinéraires techniques amenant à une meilleure efficacité d'utilisation des engrais (Cassman 1999), (iii) et enfin la diffusion des innovations et la valorisation des résultats. Parallèlement aux objectifs appliqués du projet, des objectifs cognitifs sont poursuivis.

### ***Objectif général de la thèse et contribution aux questions de développement***

L'objectif général de la thèse est de mieux comprendre comment se manifestent les effets d'une carence en K sur une culture de cotonnier, et d'en rendre compte à travers les variables couramment manipulées par les modèles de simulation du cotonnier en peuplement. L'atteinte d'un tel objectif nécessitera de pousser nos investigations à différentes échelles de fonctionnement des plantes (cellule – organe – plante – peuplement), en relation avec différents niveaux d'offre en K. L'analyse des mécanismes physiologiques affectés par la carence en K et leur intégration autant que possible dans des modèles de croissance des plantes répond non seulement à un besoin d'acquisition de connaissances théoriques, mais aussi au souci de créer ultérieurement un outil opérationnel pour le développement agricole. On peut citer notamment deux voies complémentaires de développement, qui s'appuieraient chacune sur des modèles de croissance incluant la prise en compte explicite des effets de la carence en K dans leurs algorithmes : i) aide à la conception de nouveaux itinéraires techniques, ii) aide à la sélection et à la création variétales, en indiquant explicitement les variables physiologiques pertinentes à sélectionner.

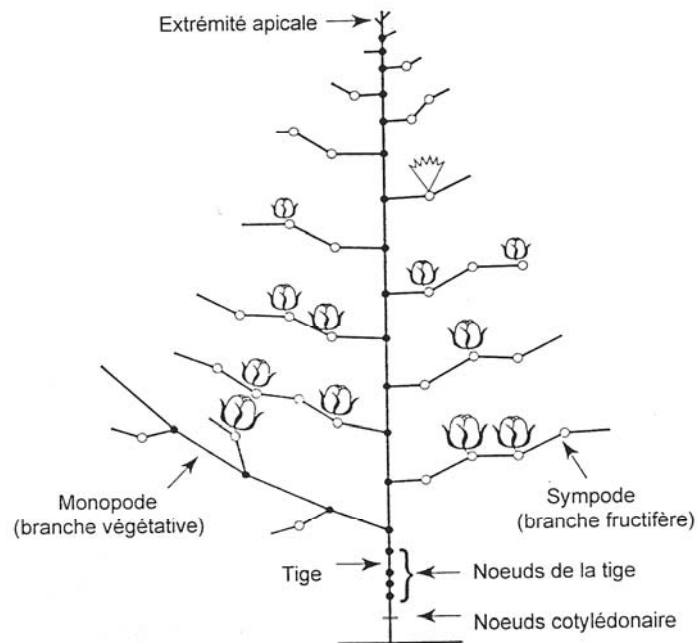


Figure 5 : structure schématique d'un plant de cotonnier montrant les nœuds de la tige principale, une branche végétative, les branches fructifères, les capsules et une fleur. (Oosterhuis *et al.* 1992).

# SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

## État des connaissances sur la croissance et le développement d'une plante de cotonnier et sa modélisation

### *Généralités*

Le cotonnier est une plante dicotylédone en  $C_3$  dont l'architecture est parmi les plus complexes des principales plantes cultivées. La majorité des espèces du genre *Gossypium*, y compris les espèces cultivées sont des arbustes pérennes semés annuellement. Leur croissance indéterminée se caractérise par une morphogénèse simultanée des systèmes végétatifs et fructifères pendant une grande partie du cycle. La température est le principal facteur influençant la morphogénèse. Le zéro de végétation se situe entre 12 et 15°C.

La phase de levée correspond au déploiement épigé des cotylédons et s'arrête avec l'émission de la première feuille. La croissance racinaire est rapide, si bien que la racine atteint 20 cm à la fin de la phase de levée. Ensuite, l'enracinement se développe autour d'un pivot dont la profondeur peut atteindre 3 m (Hearn et Constable, 1984).

Le développement aérien de la plante suit un schéma régulier et ordonné (Figure 5). Le méristème apical de la tige principale est végétatif et de croissance continue monopodiale. Il produit tous les 2 à 4 jours un phytomère composé d'un entre-nœud, d'une feuille, d'une pré-feuille et de deux méristèmes axillaires, un à l'aisselle de la feuille et un à celle de la pré-feuille. Les bourgeons axillaires des premiers méristèmes produits (1 à 4) sont dormants, puis ceux des phytomères suivants développent des branches végétatives à croissance monopodiale (0 à 3). Les branches végétatives ont une structure semblable à la tige principale mais dont les bourgeons axillaires ne donnent que des branches fructifères. A 30°C de température moyenne journalière, elles produisent des phytomères tous les 2,2 jours. Sur la tige principale, à partir du 5<sup>ème</sup> au 8<sup>ème</sup> phytomère, les bourgeons axillaires produisent des branches fructifères à croissance sympodiale en zigzag. A 30°C, les branches fructifères produisent un phytomère tous les 5 à 6 jours (Mauney, 1986).

Le système racinaire du cotonnier se développe en premier lors de la germination et reste plus rapide que celui des parties aériennes qui se restreint aux cotylédons et au bourgeon apical. Durant 7 à 10 jours le système racinaire se développe prioritairement et le pivot racinaire s'enfonce de 2 à 3 cm par jour. Le rapport des masses entre les racines et les parties aériennes atteint donc un maximum très tôt puis décline au cours du développement du plant.

A partir d'un certain moment, la demande en eau et nutriments induits par la croissance foliaire dépassent la capacité du système racinaire à explorer de nouveaux horizons et à transporter l'eau et les éléments nutritifs nécessaires. Le moment où une réduction de la croissance se manifeste dépend de la nature du sol, du climat et des interactions avec la plante, mais il est certain d'arriver. Ensuite, les organes fructifères continuent leur croissance et lorsque la charge en capsule d'un plant atteint un niveau tel que la compétition avec les organes végétatifs est trop forte, il y a arrêt complet du développement végétatif par arrêt de la production de nouveau phytomère sur la tige principale ou sur les branches végétatives. Le terme de «cut-out» en anglais désigne communément ce stade à partir duquel toute l'énergie de la plante se mobilise sur le remplissage des capsules.

### ***Modélisation de la croissance du peuplement de cotonnier***

En raison de son importance économique et de la base de données relativement importante la concernant, la culture cotonnière a été l'une des premières à être modélisée dans l'objectif d'aider les industriels et les agriculteurs de la filière à maximiser leurs profits (Jallas, 1998). Environ une quinzaine de modèles ont été proposés et publiés (Wanjura *et al.*, 1970 ; Baker *et al.*, 1983 ; Gutierrez *et al.*, 1984 ; Jackson *et al.*, 1990 ; Eddleman *et al.*, 1991 ; Sequieira *et al.*, 1991 ; Sterling *et al.*, 1992) rendant tous compte des processus de croissance et de développement à l'échelle du peuplement. De tous ces modèles, seul Gossym-Comax (Baker *et al.*, 1983) est encore utilisé par des producteurs pour l'aide à la décision technique (Jallas, 1998). Ce modèle est considéré mécaniste en se basant autant que possible sur des connaissances physiologiques du cotonnier comme la phénologie, la photosynthèse et l'assimilation carbonée, la croissance sous la dépendance de variables climatiques (par exemple, la radiation lumineuse, la température et l'eau du sol). Ces variables sont les intrants du modèle et les processus sont simulés de façon continue. Le pas de temps est journalier. De plus, ce modèle est mécaniste en ce qui concerne la répartition des assimilats (McKinion *et al.*, 1989). Il inclut deux réservoirs : un pour l'azote et un pour les sucres nourris par la photosynthèse. Le flux des éléments nutritifs et des sucres dans les feuilles, les tiges, les fruits et les racines est utilisé par les processus de croissance et de développement. L'initiation des organes est modélisée par des événements discrets sous le contrôle de la température et du statut physiologique de la plante. Performant, le modèle Gossym-Comax présente toutefois des inconvénients. Il est gourmand en paramètres en particulier du sol. Il est très orienté vers les utilisateurs américains et se base parfois sur les variables peu utilisées par ailleurs : système d'unité américain, spécificité du modèle de degrés jours (Constable, 1976) dont la température de base varie selon les stades, interception de la lumière calculée par une hauteur et un écartement plutôt que par un LAI, courbes de désorption du sol, loi de probabilité d'apparition des organes etc....

D'autres modèles (Apsim, CropSyst, Epic, Sucros-cotton) plus génériques et moins exigeants en paramètres ont été utilisés pour simuler la croissance d'une culture de cotonnier (Wang *et al.*, 2002; Stöckle *et al.*, 2003 ; Ko *et al.*, 2009 ). Ils présentent l'avantage de se baser sur des variables largement publiées et partagées par la communauté scientifique : Specific Leaf Area (SLA), Leaf Area Index (LAI), et Radiation Use Efficiency (RUE).

Le LAI est calculé ainsi :

$$LAI_j = LAI_{j-1} + SLA * F * BM_j$$

où LAI<sub>j</sub> est l'indice foliaire au jour j ; SLA la surface spécifique foliaire (cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>) ; F est le ratio masse sèche foliaire/masse sèche totale ; BM<sub>j</sub> est la production quotidienne de biomasse sèche (g m<sup>-2</sup>) calculée selon le modèle de Monteith et Moss (1977) :

$$BM_j = PAR * 0.95 * (1 - \exp^{-kLAI_j}) * RUE$$

où PAR est le rayonnement photosynthétiquement actif (MJ m<sup>-2</sup>), k est le coefficient d'extinction de la lumière dans le couvert et RUE l'efficacité de conversion de la lumière en biomasse (g MJ<sup>-1</sup>).

Dans de tels modèles, au démarrage, la plante développe une surface foliaire sous le contrôle de l'organogénèse et l'influence de la température. Cette surface foliaire, multipliée par une densité de culture, constitue un indice foliaire qui intercepte le rayonnement solaire et produit des assimilats grâce à la photosynthèse. C'est l'offre en carbone. La plante, au stade végétatif, répartit les assimilats au sein des compartiments tiges, racines et feuilles qui ont des besoins de croissance sous l'influence de la morphogénèse exprimant ainsi une demande. L'offre et la demande sont comparées et des règles d'allocation propres à chaque espèce et à chaque stade phénologique allouent les assimilats. La fourniture de carbone aux feuilles constitue le

moteur de l'expansion foliaire. De tels modèles donnent des résultats satisfaisants pour le développement végétatif du cotonnier (Sommer *et al.*, 2008).

A l'avenir, il est probable que les modèles actuels, basés sur une représentation « monocouche » (ou « big-leaf »), cèdent le pas à des modèles qui individualisent les feuilles du couvert pour calculer l'interception du rayonnement, la photosynthèse, et l'allocation des assimilats, comme le font désormais les modèles Ecomeristem, ADEL-maize ... , notamment pour intégrer l'effet de contraintes trophiques. En effet, il a été montré que la réponse de chaque feuille aux conditions trophiques dépendait de son stade (Lecoeur *et al.*, 1995).

Tous les modèles cités précédemment intègrent les contraintes carbonées, hydriques ou azotées dans leurs modules de régulation de la croissance et du développement. En revanche, les autres éléments minéraux et en particulier le potassium ne sont pas pris en compte.

## Rôle du potassium dans les plantes supérieures

Le potassium est un élément indispensable à tous les organismes vivants. En physiologie végétale, il est le cation le plus important, en quantité mais aussi au regard de ses nombreuses fonctions biochimiques et physiologiques. Pourtant, il est le seul élément majeur, indispensable qui ne soit pas un constituant des biomolécules. Sa présence est nécessaire à la turgescence cellulaire et au maintien du pH pour de nombreuses synthèses dans le cytoplasme. Mais le trait majeur du potassium est sa rapidité d'absorption par les tissus des plantes.

### *Absorption du potassium par les plantes*

La quantité de potassium absorbée par une culture dépend de l'espèce cultivée, du potassium disponible dans le sol et des conditions environnementales durant la saison de culture (Pettigrew, 2008). Dans les plantes il est sous la forme d'un cation monovalent. Il est, avec l'azote, l'élément minéral le plus abondant dans les plantes. Il est présent dans la plante à hauteur de 1 à 10 % (Epstein et Bloom, 2005) et en moyenne à hauteur de 3 % de la MS soit à une concentration de 200 millimoles (mM). Sa présence au-delà de 1.2 % de la matière sèche (MS) est indispensable au fonctionnement des végétaux supérieurs (Marschner, 1995).

L'absorption du potassium se fait selon deux mécanismes transmembranaires (Epstein et Bloom, 2005). Le système à haute affinité (HATS) qui est opérant à des concentrations extérieures faibles (1mM) et qui catalyse un flux interne contre un gradient électrochimique (Ve'ry et Sentenac, 2003), et le système à faible affinité (LATS) qui domine lorsque la concentration extérieure est élevée et repose sur l'utilisation des canaux à potassium. Ces deux mécanismes permettent aux plantes de s'adapter aux conditions variées et fluctuantes des teneurs en K du sol (Ashley *et al.*, 2006). Le transport actif est partiellement inhibé lorsque le niveau de potassium dans la plante devient très élevé (Mengel et Kirkby, 2001). Le défaut d'inhibition observé dans certaines conditions pourrait expliquer les consommations de luxes observées lorsque le milieu est particulièrement riche en potassium.

Selon les compartiments cellulaires, les concentrations varient: de 20 à 200 mM dans la vacuole (Hsiao et Läuchli, 1986), qui représente 90% du volume de la cellule tandis que, dans le cytoplasme, elles sont comprises entre 100 et 200mM (Leigh et Wyn Jones, 1984). On mesure à l'intérieur des chloroplastes les mêmes gammes de concentrations que dans le cytoplasme (Schröppel-Meier et Kaiser, 1988). Une fois dans la plante, le potassium est impliqué dans de nombreux processus. Il est caractérisé par une grande mobilité dans la plante à tous les niveaux - dans les cellules, les tissus et dans les vaisseaux de sèves brute ou élaborée.



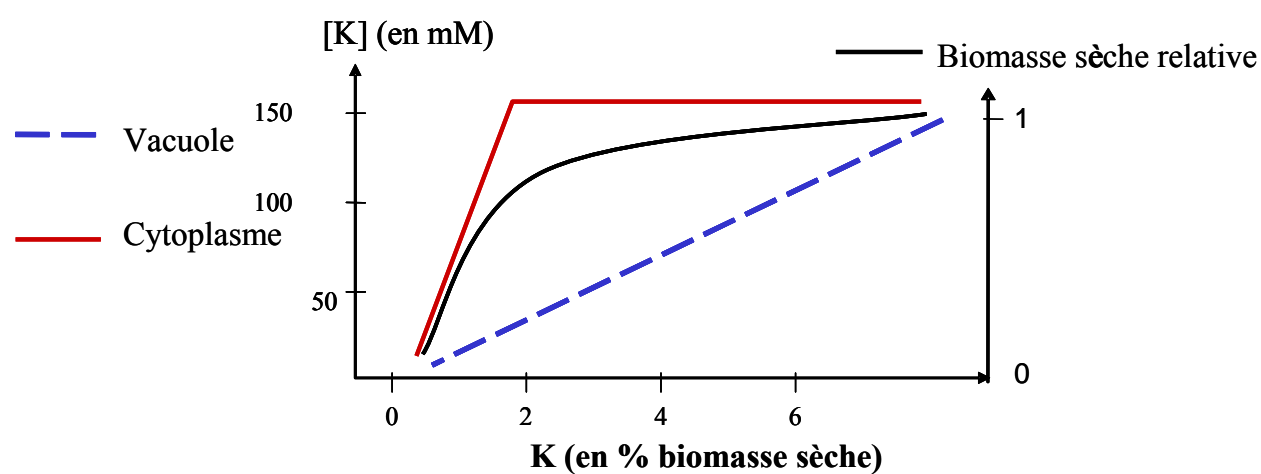


Figure 6 : Compartimentation du K dans les cellules végétales selon Leigh et Wyn Jones (1984).  
Biomasse sèche relative : biomasse sèche du plant carencé/biomasse sèche du plant témoin.

### ***Les fonctions liées à la mobilité du potassium***

Le potassium est un élément important de régulation des échanges transmembranaires. Dans ce rôle, il n'est pas ou très peu substituable par d'autres cations.

- Le maintien du pH par échange transmembranaire avec les protons (Mengel, 1984). Le maintien du pH joue de nombreux rôles dans la plante, en particulier celui de permettre l'acidification des parois cellulaires et ainsi une extensibilité pariétale indispensable à la croissance. Mais d'autres ions sont actifs dans le maintien du gradient de pH transmembranaire, en particulier le calcium (Shabala et Newman, 1999).
  - La translocation phloémique d'assimilats par un transporteur saccharose- $H^+$ . Le transport des sucres depuis leur production dans le parenchyme chlorophyllien jusque dans les tubes criblés se fait selon un mélange des voies symplastique et apoplastique. La voie symplastique se fait principalement à travers les plasmodesmes, sans franchir de membranes poussées par les potentiels osmotiques et la diffusion moléculaire. La voie apoplastique fait appel aux espaces intercellulaires par flux de sucres jusqu'à la membrane des cellules de chargement du phloème qu'elle doit alors traverser (Ashley et Goodson, 1972 ; Cakmak *et al.*, 1994a).
  - Le transport des nitrates (Ben-Zioni *et al.*, 1971) et des acides aminées (Mengel *et al.*, 1981)
  - La synthèse d'ATP mitochondriale (Liu *et al.*, 1998);
  - Les mouvements seisonastiques d'orientation des feuilles et des stipules en fonction de la lumière sont également provoqués par des flux de potassium dans les pulvini (Satter *et al.*, 1988, Moran, 2007). Les fonctions remplies par la circulation du potassium semblent donc évidentes. Elles se déroulent à des échelles variées et touchent à des fonctions essentielles de la plante.
- Le modèle de compartimentation du potassium de Leigh et Wyn Jones***

Leigh et Wyn Jones (1984) ont proposé un modèle qui permet de comprendre pourquoi, en fonction du niveau de carence vécu par la plante, différentes fonctions peuvent être affectées. Ce modèle fonde ses hypothèses sur l'observation que le potassium est majoritairement localisé dans les vacuoles et le cytoplasme et que ces derniers constituent des compartiments dont l'évolution des teneurs en potassium est différente. Des mesures récentes avec des microélectrodes ont confirmé cette compartimentation intracellulaire (Walker *et al.*, 1996). La figure 6 illustre le modèle de Leigh et Wyn Jones appliqué à une courbe de réponse de la production de matière sèche de tournesol à des teneurs en K décroissantes. On observe une diminution de la matière sèche lorsque la teneur moyenne en potassium baisse dans la plante mais cette réponse n'est pas proportionnelle. La baisse relative de la matière sèche est faible lorsque la carence se manifeste et que les concentrations en potassium dans les tissus passent de 6 à 2 % MS puis elle chute brutalement lorsque la teneur en potassium passe de 2 à 1 % MS. De plus, l'évolution de la teneur moyenne en potassium masque une évolution différente entre le potassium vacuolaire et cytoplasmique. La concentration du potassium cytoplasmique est maintenue constante au détriment de celle de la vacuole dont la diminution de concentration est proportionnelle avec celle de l'ensemble des tissus. Lorsque la carence s'accroît, la concentration cytoplasmique chute à son tour.

Tableau 4 : Revue des effets d'une carence en K sur les composantes du potentiel hydrique et le contenu en eau des feuilles.

Reference et type d'organe mesuré	traitement en K	[K] mM	$\Psi_{\text{hyd}}$ Mpa	$\Psi_s$ Mpa	$\Psi_p$ Mpa	%eau
Egilla <i>et al.</i> 2005, feuille entièrement déployée (Hibiscus)	K-	0	-1.5	-2.1	0.6	45
	K+	10	-1.6	-2.4	0.8	55 *
Itoh <i>et al.</i> 1987, feuille en expansion (Haricot)	K-	0.2	-1.01	-1.14	0.15	79.1
	K+	5	-1.01	-1.18	0.19	80.3
Mengel et Arneke 1982, feuille en expansion (Haricot)	K-	0.1	-2	-8	6	88.8
	K+	4	-2	-11 *	9 *	90 *
Mengel et Arneke 1982, feuille entièrement déployée (Haricot)	K-	0.1	-3	-7	4	88.8
	K+	4	-5 *	-8 *	3	90 *
Carroll <i>et al.</i> 1994, feuille entièrement déployée (Paturin)	K-	0	-0.44	-1.12	0.44	
	K+	3.2	-0.68	-1.28	0.69	

\*: différences statistiquement significatives

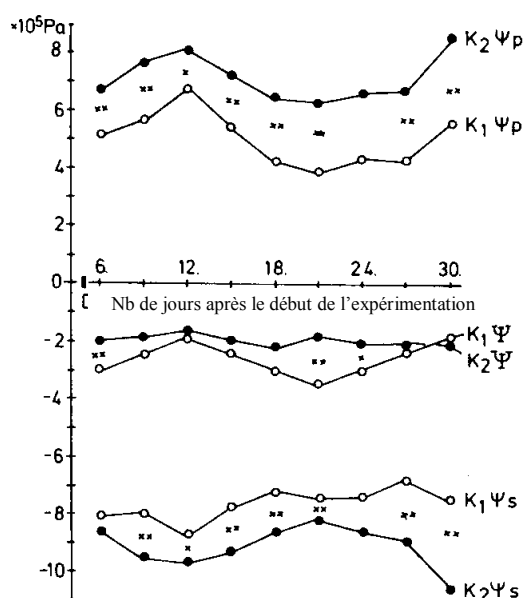


Figure 7 : Effets d'un apport limitant (K1) et non limitant (K2) sur le potentiel hydrique ( $\Psi$ ), osmotique ( $\Psi_s$ ) et de turgescence ( $\Psi_p$ ) dans les jeunes feuilles. (Mengel et Arneke, 1982)

Leigh et Wyn Jones répartissent les fonctions du K dans le fonctionnement des cellules végétales en deux catégories : celles qui relèvent de sa localisation dans les vacuoles, et celles qui relèvent de sa localisation dans le cytoplasme, qu'ils nomment respectivement fonctions bio-physiques et biochimiques. Les fonctions bio-physiques concernent surtout l'implication du K dans les processus de turgescence (croissance méristématique et fonctionnement des stomates), tandis que les fonctions biochimiques touchent au déroulement de la photosynthèse et au fonctionnement des enzymes. Mais cette vision statique se basant sur l'importance du phénomène de l'homéostasie dans le cytoplasme est modérée par des études récentes utilisant des marqueurs isotopiques du K à durée de vie réduite. Elles démontrent que les ions de K font de nombreux mouvements intra et extra cytoplasmiques alors même que les teneurs apparentes des compartiments sont stables (Szczerba *et al.*, 2006). Là encore, la mobilité semble bien être la caractéristique principale du K. Le modèle de Leigh et Wyn Jones a le mérite d'illustrer que, selon le niveau de carence considéré, différents mécanismes peuvent être potentiellement et successivement impliqués. Les études en milieu contrôlé révélant des dysfonctionnements à des niveaux de carence élevés ne peuvent n'avoir qu'une portée limitée pour expliquer les modifications observées au champ lorsque le statut nutritif de la plante fluctue.

### ***Les fonctions biophysiques du potassium vacuolaire***

Dans la vacuole, le potassium joue un rôle majeur. Il est l'ion inorganique le plus important pour l'osmorégulation. Il est sous la forme de sels simples ( $\text{KNO}_3$ ,  $\text{KCl}$ , K malate) et ses rôles sont partiellement substituables par d'autres cations (Subbarao *et al.*, 1999 ; Marschner, 1995), les sucres solubles ou des acides aminées. Les répercussions de la fonction d'osmoticum du potassium sur le fonctionnement de la plante sont nombreuses :

- A travers son action sur le potentiel osmotique ( $\Psi_s = - RT \ln V$ , avec  $R = 0.00831 \text{ MPa.mol}^{-1}.\text{°K}^{-1}$ ,  $T = 293 \text{ °K}$  et  $\ln V$  en M), le potassium influence également le potentiel hydrique et la pression de turgescence (Tableau 4) reliés entre eux par l'équation :

$$\Psi_{\text{hyd}} = \Psi_p + \Psi_s$$

$$(<0) \quad (>0) \quad (<0)$$

Mis à part un effet souvent significatif sur la teneur en eau des plantes, il n'y a pas de réponse semblable de la carence sur les trois potentiels mesurés, même lorsque des types d'organes identiques sont considérés. Bien que les résultats soient rarement significatifs, on observe une baisse (en valeur absolue) systématique du potentiel osmotique pour les traitements pauvres en K, même si les plantes ont sûrement accumulé d'autres cations et solutés en situations de carence en K. La différence de significativité entre les études révèle peut-être cette capacité à plus ou moins compenser la concentration en osmoticum.

Globalement, il semble que l'impact de la carence en K sur le potentiel osmotique se répercute sur la pression de turgescence, même si celle-ci n'apparaît presque jamais significativement affectée. Tout se passe donc comme si le moindre potentiel osmotique engendré par la carence en K entraîne une perte d'eau, avec comme résultante une pression de turgescence plus faible (Figure 7). Dans ce cas, il en résulte logiquement un potentiel hydrique non perturbé.

- Dans les racines, la pression osmotique est nécessaire pour l'absorption de la solution du sol et son chargement dans le xylème (Mengel et Arneke, 1982; Marschner, 1995).
- Dans les apex, il permet de maintenir la turgescence nécessaire à la croissance méristématique bien qu'il n'en soit pas le principal moteur (Mengel, 1984). Il permet aussi aux membranes de rester extensibles par le maintien d'un pH acide (Figure 8). La perméabilité des membranes cellulaires vis-à-vis du K va de pair avec la sécrétion des

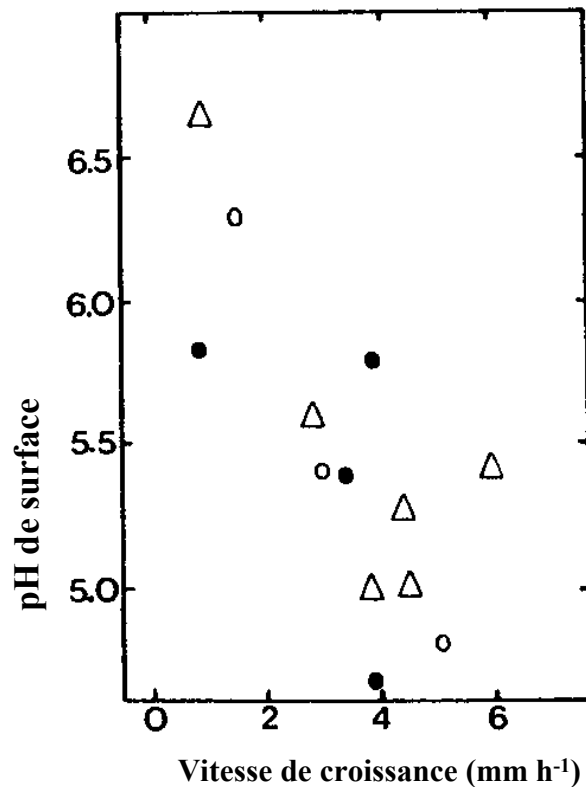


Figure 8 : corrélation entre le pH de la surface des feuilles et la vitesse d'accroissement des feuilles de maïs. Les différents symboles représentent différentes expérimentations, chaque point représente une mesure. (Van Volkenburgh et Boyer, 1985)

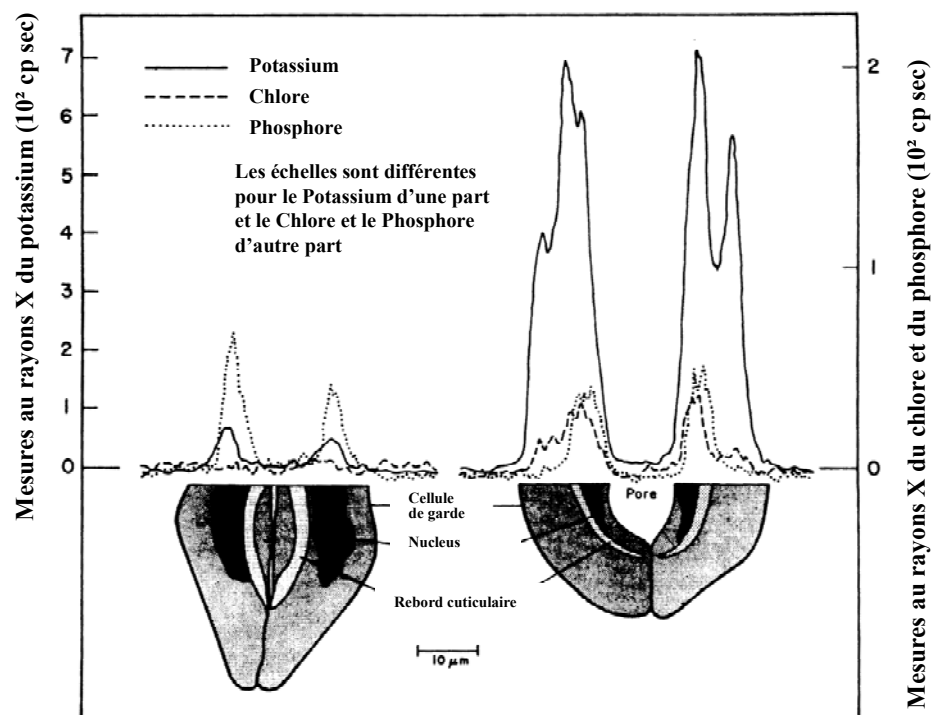


Figure 9 : Profils relatifs de quantités de K, Cl et P à travers des stomates ouverts et fermés. (Humble et Raschke, 1971)

protons dans l'apoplaste et l'échange K contre protons contribue à acidifier l'apoplaste (Van Volkenburgh, 1999). D'autres ions sont actifs dans le maintien du gradient de pH transmembranaire, en particulier le calcium (Shabala et Newman, 1999). La formule de Lockart (1965) exprime les effets du potentiel osmotique et de l'élasticité pariétale sur la croissance cellulaire :

$$\Delta L / L \Delta t = \sigma (P - Y)$$

où L est la longueur des cellules,  $\sigma$  un terme dépendant de l'extensibilité pariétale, P un terme dépendant du gradient de potentiel osmotique entre intérieur et extérieur de la cellule et Y un seuil d'extensibilité pariétale.

- Dans les feuilles, les flux de potassium contrôlent l'ouverture et la fermeture des stomates (Figure 9) pour réduire les pertes d'eau et permettre les échanges gazeux (Dietrich *et al.*, 2001). Dans la plupart des espèces cultivées, le potassium n'est pas substituable par les autres cations pour déclencher l'ouverture et la fermeture stomatique (Sawhney et Zelitch, 1969). En revanche de récentes études relativisent le rôle unique du potassium en démontrant l'importance des sucres issus de la photosynthèse dans la turgescence des cellules de garde des stomates (Talbott et Zeiger, 1998).

Ici encore les fonctions physiologiques dépendantes du potassium pour leur bon fonctionnement sont nombreuses, variées et essentielles.

### ***Les fonctions biochimiques dans le cytoplasme***

Dans le cytoplasme, le potassium fournit l'environnement ionique adéquat à de nombreuses réactions biochimiques. Le potassium dans ses fonctions biochimiques n'est pas substituable ; il joue un rôle dans :

- La photophosphorylation chloroplastique lors de la photosynthèse et la régénération de la Ribulose biphosphate carboxylase (Rubisco) (Peoples et Koch, 1979) par le biais du maintien du pH (Mengel, 1984).
- Le maintien d'un gradient de pH à l'aide des pompes à proton situées dans les membranes des thylakoïdes. Ce différentiel de pH est nécessaire à la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique (Berkowitz et Peters, 1993).
- L'activation d'enzymes dont plus de 80 exigent du potassium pour une activité maximale (Suelter, 1970) ; spécialement importante dans les régions méristématiques et pour la synthèse de protéines qui demande la concentration la plus élevée en potassium. De plus, la synthèse de l'amidon est dépendante de la pyruvate kinase et de la phosphofructokinase toutes deux étroitement dépendantes de la concentration en potassium dans le cytoplasme (Läuchli et Pflüger, 1978).

Les effets de la carence en K sur les fonctions biochimiques se résument en une altération de la synthèse des composés essentiels à la croissance: les sucres et les protéines. Toutefois, les seuils de carence qui déclencheront ces altérations ne sont pas connus avec précision.

### ***Problématique de l'intégration des fonctions***

La multiplicité des processus affectés au niveau cellulaire suggère à quel point le potassium peut avoir des répercussions sur la croissance et le développement des plantes. En se basant sur le modèle de compartimentation cellulaire de Leigh et Wyn Jones et sur les rôles liés à la mobilité du K on peut émettre des hypothèses sur les fonctions physiologiques qui risquent

Tableau 5 : Liste des principaux articles étudiés décrivant les effets du K sur la croissance des plantes, variables décrites et niveaux de carence appliqués.

Auteurs	Espèce	Effets décrits	Niveaux de carence
(Mallarino <i>et al.</i> , 1999 )	Maïs	Répartition biomasse et rendement	Unique : forte
(Weng <i>et al.</i> , 2007)	Riz	Statut hydrique et photosynthèse	Unique : forte
(Mullins <i>et al.</i> , 1994 )	Coton	Répartition biomasse et rendement	Graduels
(Triboulot et Pritchard, 1997)	Pin maritime	Statut hydrique et racines	Unique : forte
(Pettigrew <i>et Meredith</i> , 1997)	Coton	Répartition biomasse, SLW, LAI et rendement	Unique : forte
(Jordan-Meille <i>et Pellerin</i> , 2004)	Maïs	Composantes du LAI	Graduels
(Huber, 1985)	Plusieurs espèces	Photosynthèse	Graduels
(Mengel et Viro, 1974)	Tomate	Transport assimilats	Unique : forte
(Ashley <i>et Goodson</i> , 1972)	Coton	Transport assimilats	Unique : forte
(Cakmak <i>et al.</i> , 1994a)	Haricot	Transport assimilats et répartition de la matière sèche	Unique : forte
(Ryoung <i>et Schachtman</i> , 2004)	Arabidopsis	Racines	Unique : forte

d'être touchées en fonction de l'intensité de la déficience en K. Sous déficience modérée, la baisse de la teneur en potassium dans la plante risque de se manifester par une diminution du K du compartiment vacuolaire et des flux trans-membranaires de K (Leigh, 2001). En revanche le K des compartiments cytoplasmique et chloroplastiques devraient être maintenus à un niveau satisfaisant. On peut s'attendre à ce que les répercussions physiologiques soient une baisse de l'ouverture stomatique, une réduction de la croissance aérienne et racinaire et un moins bon transport des sucres. Sous carence forte on peut s'attendre, en plus des dysfonctionnements précédemment cités, à une forte diminution du rendement photosynthétique et à une diminution de la production d'amidons et de nombreuses protéines liées à la réduction de la teneur en K des compartiments cytoplasmique et chloroplastique.

## Réponse des plantes à une déficience en K

### *Les raisons d'une forte variabilité de l'efficience en K*

L'efficience en K est définie par la capacité d'une plante à produire de la biomasse dans des conditions sub-optimales de nutrition en potassium. Les espèces entre elles et parfois même les variétés d'une même espèce ne réagissent pas de la même façon à une même carence en K. De nombreuses études ont montré des variations génotypiques pour la luzerne (James et al., 1995), la tomate (Chen et Gabelman, 1995), le blé (Rengel et Graham, 1995) et le cotonnier (Camberato et Jones, 2005 ; Clement-Bailey et Gwathmey, 2007). Cuin (2003) attribue la variabilité des réponses intra et inter spécifiques à la capacité des plantes à substituer K par d'autres cations, à la capacité des plantes à mobiliser du potassium au niveau cellulaire et aux seins des différents organes, et enfin à la nature du système racinaire et au fonctionnement propre de chaque espèce.

### *Effets de la carence K sur le développement, la croissance et le fonctionnement de la plante*

L'analyse des effets de la carence en K sur le développement des plantes se heurte à plusieurs obstacles : d'une part, les niveaux de nutrition des plantes sont très hétérogènes d'une étude à l'autre. D'autre part, ces études ne se sont presque jamais intéressées à l'ensemble des variables susceptibles d'être affectées mais à un sous groupe de variables (Tableau 5). Enfin, elles se sont souvent limitées à comparer des situations très contrastées avec un traitement fortement carencé et un témoin non carencé.

#### *Partie aériennes*

La signature la plus couramment observée de la carence en K sur les parties aériennes est une réduction de la biomasse sèche (Cassman *et al.*, 1989 ; Mullins *et al.*, 1994 ; Pettigrew et Meredith, 1997; Mallarino *et al.*, 1999 ). La réduction de la biomasse est souvent accompagnée d'une réduction de la surface foliaire (Pettigrew et Meredith, 1997; Jordan-Meille et Pellerin, 2004). Plus précisément, chez le cotonnier, Reddy et Zao (2005) observent une réduction de la surface foliaire lorsque la teneur en K foliaire est inférieure à 17 mg g<sup>-1</sup> et une réduction de la biomasse sèche en dessous de 12 mg g<sup>-1</sup>. La carence en K ralentit la morphogénèse et diminue le nombre de feuilles produites, probablement à cause du rôle du K sur le transport des sucres, la turgescence, l'élasticité pariétale ou une combinaison de ces trois facteurs (Mengel et Arneke, 1982). Cette réduction de la surface foliaire peut aussi être le fruit d'une réduction de la taille



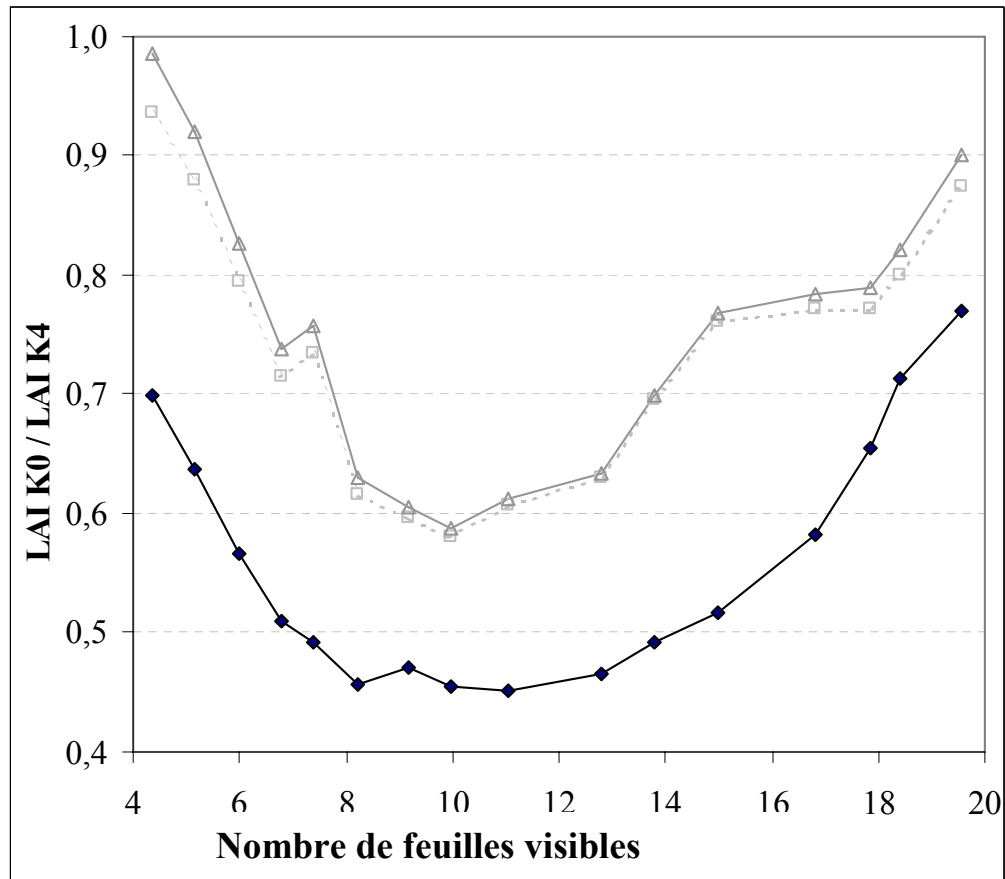


Figure 10 : Relation entre le LAI relatif et le nombre de feuilles visibles. La courbe du dessus représente le LAI relatif ( $\text{LAI K0 calc} / \text{LAI K4 obs}$ ) à un stade de la plante donné. Cette courbe estime la réduction du LAI due à une réduction de la taille individuelle des feuilles. La courbe du milieu (pointillés) représente le LAI vert ( $\text{LAIvert K0 calc} / \text{LAIvert K4 obs}$ ) à un stade de la plante donné. Cette courbe estime la réduction du LAI due à une réduction de la taille individuelle des feuilles et à l'accroissement de la sénescence. La courbe du bas représente le LAI relatif observé ( $\text{LAI K0} / \text{LAI K4}$ ) à un stade de la plante donné. Cette courbe estime la réduction du LAI due à une réduction de la taille individuelle des feuilles, à une accélération de la sénescence et à un retard d'apparition des feuilles (Jordan-Meille et Pellerin, 2004).

individuelle des feuilles (Huber, 1985) ou une combinaison du nombre et de la taille comme illustré dans la figure 10 (Jordan-Meille et Pellerin, 2004 ; Pettigrew, 2008).

Dans plusieurs études, les plants carencés en potassium ont une photosynthèse par unité de surface réduite (Pier et Berkowitz, 1987; Bednarz *et al.*, 1998). La première cause de cette réduction est attribuée aux dysfonctionnements stomatique des plants carencés en K (Longstreth et Nobel, 1980). Mais, lorsque la carence devient sévère, une réduction non stomatique de la photosynthèse est souvent observée et deviendrait plus forte que la réduction stomatique (Huber, 1985; Bednarz *et al.*, 1998).

A la réduction simultanée de la surface foliaire et de la photosynthèse par unité de surface observées dans des conditions de carence en K s'ajoute une réduction des transports des assimilats à travers le phloème vers les organes hétérotrophes (Ashley et Goodson, 1972; Mengel et Viro, 1974; Cakmak *et al.*, 1994b).

### *Système racinaire*

Une réduction de la biomasse racinaire provoquée par une carence en potassium s'observe pour de nombreuses plantes. Une carence en potassium induit une inhibition de la croissance des racines latérales en nombre et en taille sans affecter la croissance du pivot (Drew, 1975). Ce phénomène serait dû à une réduction du taux de croissance causée par une diminution de l'élongation et de la division cellulaire (Triboulot et Pritchard, 1997). Non seulement la biomasse racinaire est réduite mais, à l'instar des effets d'une carence en Mg ou Mn, le rapport des biomasses racinaires sur les biomasses aériennes (R/S) est diminué (Ericsson, 1995; Triboulot et Pritchard, 1997). Cette signature est différente de celle d'une carence en N, P ou S. Elle est particulière aux éléments qui ont un rôle actif dans le transport des assimilats carbonés dans la plante (Ericsson, 1995). Cakmak (1994b) explique les modifications d'allocation de biomasse des plants de haricots soumis à un déficit potassique par la réduction du transport des assimilats. Mais elles peuvent également être déclenchées par des signaux hormonaux comme dans le cas d'Arabidopsis (Ryoung et Schachtman, 2004).

## ***Synthèse sur les effets possibles d'une déficience en K sur le fonctionnement à l'échelle de la plante***

### *Choix d'une échelle de travail adéquate pour rendre compte des effets du K sur le cotonnier*

L'échelle la plus opérationnelle à laquelle les modèles sont les plus susceptibles de rendre compte des effets du K sur la croissance et le développement du cotonnier est celle de la plante. Cette échelle représente en effet une situation intermédiaire entre :

i) celle de la cellule à laquelle des rôles théoriques du K ont bien été identifiés (modèle de Leigh et Wyn Jones 1989), mais dont l'agrégation à l'échelle plante, voire du peuplement, ne serait pas réaliste, et

ii) celle du peuplement dont les variables, trop globales, ne pourraient varier en fonction du statut K de la plante que de manière statistique et trop empirique.

L'approche à l'échelle du peuplement intègre par nature les effets contradictoires du phytoclimat sur la morphogénèse et la croissance et inversement la rétro-action de la

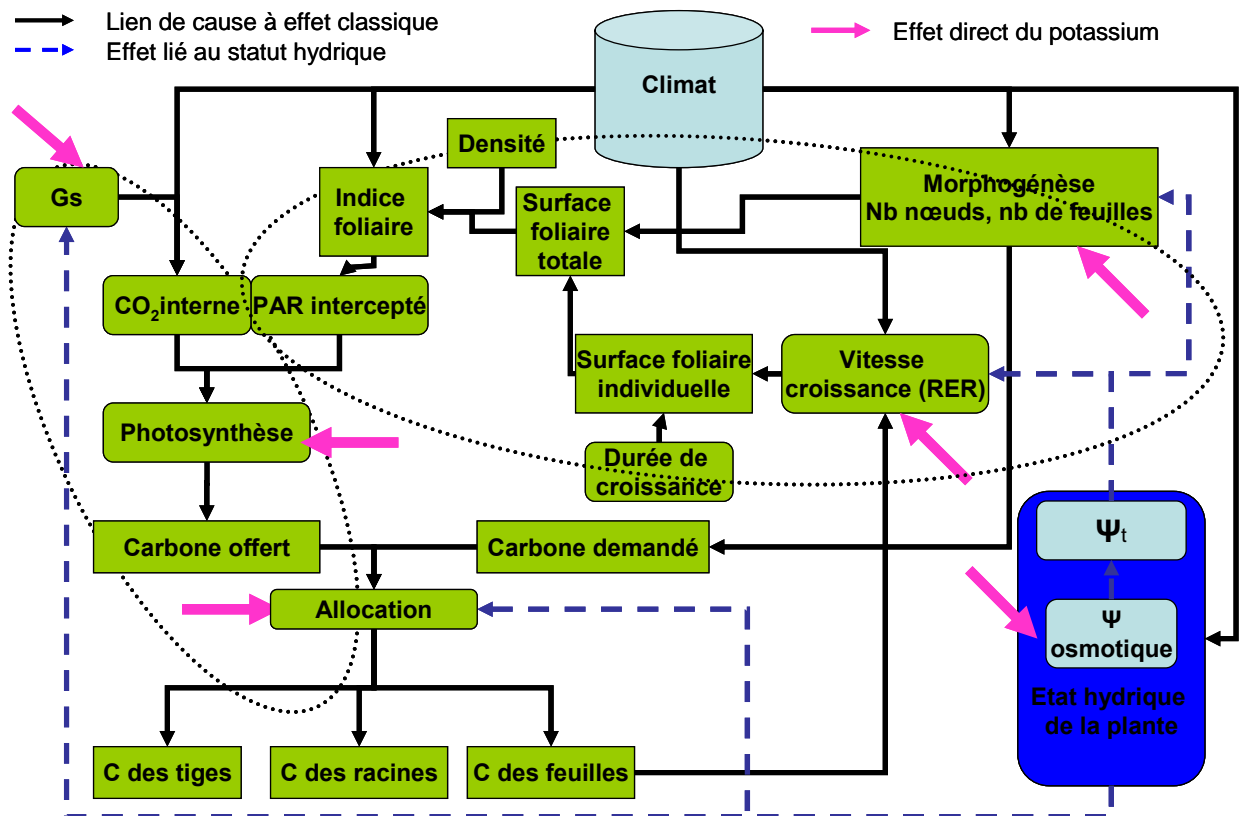


Figure 11 : schéma conceptuel du rôle du potassium dans le fonctionnement d'une plante

morphogénèse et de la croissance sur le phytoclimat (Fournier, 2000). L'analyse de la mise en place de la surface foliaire d'une plante ne peut donc pas se satisfaire d'une représentation monocouche et nécessite une description détaillée de la croissance foliaire (dynamiques de croissance foliaire individuelles) telle que requise dans ce travail. Il est intéressant de noter que les modèles de croissance du cotonnier les plus mécanistes relevés dans la bibliographie (Gossym-Comax, ou modèles plus génériques comme CropSyst) privilégient l'échelle de la plante, même si leur approche est au final à l'échelle du peuplement. En effet, les processus relatifs au fonctionnement de la photosynthèse, à la croissance des différents types d'organes, à l'allocation du carbone sont explicitement pris en compte. Dans de tels modèles, le changement d'échelle (plante à peuplement) s'effectue simplement en introduisant des caractéristiques culturales dans les algorithmes, et en transformant ainsi de la surface foliaire individuelle en indice foliaire (densité, hauteur des plants, ...) utilisé ensuite pour connaître la fraction de PAR interceptée par le couvert.

### *Effets attendus du K au sein des modèles de croissance d'un plant de cotonnier*

Nous utiliserons la trame des modèles d'interception/conversion pour identifier les étapes susceptibles d'interférer avec le statut K de la plante au cours des processus d'acquisition de la surface foliaire, de l'assimilation de l'énergie radiative, et de la répartition des assimilats carbonés (Figure 11), représentés sur la figure par les ellipses en pointillés. Le modèle possède en outre l'avantage d'inclure des variables d'état hydrique qui sont, elles aussi, sous la dépendance – du moins en théorie – du statut K de la plante.

D'après les éléments bibliographiques précédents, il est évident que le potassium intervient à plusieurs endroits dans un modèle de fonctionnement de la plante (Figure 11). C'est probablement en raison de cette complexité que peu de modèle de croissance prennent le potassium en considération. Et lorsqu'ils le font, c'est avec une attention particulière sur la fourniture en K par le sol plutôt que sur les mécanismes physiologiques affectés par le K, à l'instar de ce qui est proposé dans le modèle de Greenwood et Karpinets (1997). Dans leur modèle, l'accroissement de la masse de la plante et un % de potassium servent au calcul d'une demande en K. Les variations du climat ne sont pas prises en compte dans la modification de la demande et la rétroaction du K sur la croissance de la partie aérienne se base sommairement sur une teneur en K dans la plante et une teneur critique (Cette rétroaction est sans interaction avec les contraintes climatiques (hydrique, rayonnement)).

Parmi les effets cellulaires décrits antérieurement, certains sont tellement généraux, comme par exemple la synthèse des protéines ou de l'ATP mitochondriale, qu'il est impossible d'en prédire les effets sur un modèle de fonctionnement à l'échelle du plant. En revanche, les répercussions possibles de la plupart des autres effets peuvent être mesurables à l'échelle de la plante. Ainsi, ceux sur la turgescence et l'élasticité pariétale cellulaire se traduiront à cette échelle par les modifications de l'organogénèse, de la vitesse de croissance foliaire et de la conductance stomatique. Ceux sur la régénération de la Rubisco et la captation de l'énergie lumineuse agiront sur la photosynthèse. Enfin, les effets sur le chargement et le transport des sucres auront des répercussions sur l'allocation du carbone. Certaines relations sont bien connues et quantifiables comme la relation entre le K et le potentiel osmotique foliaire ou celle entre le K et la conductance stomatique. En revanche d'autres relations comme celles vers l'organogénèse, la photosynthèse, l'allocation du carbone, la vitesse de croissance des feuilles sont souvent observées mais plus complexes à quantifier et à prédire. Elles varient beaucoup d'une plante à l'autre et d'une condition de culture à l'autre.

L'ambiguïté entre les effets liés à l'état hydrique et ceux liés au statut potassique est illustrée dans la figure 11 qui montre à quel point l'état hydrique de la plante va modifier presque exactement les mêmes mécanismes que le K. Une des difficultés du travail sera donc de faire la

part des effets directs du K sur la plante et des effets indirects induits par une modification des potentiels hydriques de la plante.

## Objectifs et démarche de la thèse

### Objectif

L'analyse de la bibliographie sur les effets d'une carence en K sur les végétaux, et sur le cotonnier en particulier, montre que les recherches sont très segmentées, en particulier concernant les échelles de travail. Les effets du K sont bien étudiés à l'échelle des cellules, des membranes, des organites, des organes végétaux en conditions contrôlées d'une part, ainsi que sur la production de biomasse, les indices de récolte, le rendement en coton-graine, le pourcentage et la qualité de fibres dans des essais au champ d'autre part. Les situations intermédiaires sont plus rares. Segmentation ensuite concernant les processus étudiés: croissance foliaire, assimilation du carbone, répartition des assimilats dans la plante. La connaissance de ces processus, pris séparément, n'est cependant pas suffisante lorsqu'il s'agit de rendre compte des effets d'une carence en K à l'échelle d'une plante, c'est-à-dire lorsqu'ils interagissent.

L'objectif de ce travail de thèse est de fournir les éléments de connaissance suffisants pour permettre d'inclure un module de contrainte en potassium dans les modèles de croissance du cotonnier. L'aspect original du travail proposé est d'établir des liens entre les différentes échelles de fonctionnement, et de chercher à rendre compte, à l'échelle de la plante, de la succession des fonctions touchées au niveau cellulaire au fur et à mesure que progresse la carence (turgescence, pH des membranes, équilibre ioniques...).

A une échelle plus fine, nous avons appris que ces trois processus sont interdépendants et reposent sur plusieurs mécanismes communs à l'échelle cellulaire qui utilisent le potassium. Il est par conséquent probable que certains processus seront soumis à des seuils de carence différents, compte tenu de ce que nous avons vu des recherches sur la redistribution du K dans les différents compartiments cellulaires, et des fonctions afférentes.

Nous nous efforcerons donc de déceler les effets le plus finement possible, à des niveaux de carence modérés et le plus tôt possible lorsque la déficience démarre pour en tirer des conclusions sur les dysfonctionnements initiaux. Connaissant par quel mécanisme la carence en potassium se manifeste puis s'accroît, on tentera *in fine* d'établir un schéma fonctionnel de la carence en potassium du cotonnier.

La question générale qui se pose peut se formuler ainsi :

Lors d'une carence en K, quels sont les processus simulés par les modèles de fonctionnement à l'échelle de la plante qui sont affectés ? En quoi cela peut-il être expliqué par des effets de la carence en K sur des processus intervenant à des échelles inférieures ?

Les autres questions qui se posent sont :

- (i) Existe-t-il une réponse graduelle de la plante à un stress en K ? et peut-on définir des seuils, des teneurs critiques en dessous desquels certains processus seraient affectés ?
- (ii) Lorsque la photosynthèse est affectée, quelle est la part respective des processus biophysiques et biochimiques ?
- (iii) L'effet de la carence en K sur le cotonnier peut-il s'expliquer uniquement par une modification des statuts hydriques de la plante ? Ses répercussions seraient une diminution de la photosynthèse par diminution de l'ouverture stomatique et

un ralentissement de la croissance par réduction de la dynamique de division/expansion cellulaire.

- (iv) L'effet de la carence en potassium se manifeste-t-il avant tout par une réduction de l'exportation des sucres en dehors des feuilles et les répercussions observées sont elles causées par une régulation de la croissance des organes hétérotrophes ? Les effets sur la photosynthèse se manifestant dans un second temps par rétroaction négative des sucres accumulés sur la carboxylation.
- (v) Ou existe-t-il une combinaison de ces effets ?

### ***Démarche***

Notre démarche comprend 4 étapes :

1. Étudier en peuplement les effets d'une déficience en potassium sur la mise en place de la surface foliaire, de l'indice foliaire, de l'interception du rayonnement et de sa conversion en biomasse. Cette étude préliminaire a pour but de savoir si les effets d'une carence en potassium peuvent se résumer principalement à une diminution de la capacité du peuplement à convertir le rayonnement absorbé en biomasse ou à une diminution de la capacité du peuplement à intercepter le rayonnement ou encore une combinaison de ces deux effets. D'un aspect pratique, cette première étape nous permet de pondérer et d'orienter nos efforts sur des variables clef dans les étapes suivantes.
2. Étudier les effets de plusieurs niveaux de déficience en potassium sur la photosynthèse des feuilles de cotonnier. Puis, intégrer ces résultats à l'échelle d'un plant pour tester l'hypothèse selon laquelle la réduction de la photosynthèse peut rendre compte des modifications de croissance observées.
3. Analyser les modifications du développement végétatif et de la croissance du cotonnier induites par différents niveaux de déficience en K et les relier aux dysfonctionnements physiologiques observés. Nous faisons l'hypothèse qu'une telle analyse nous renseignera sur la nature des processus à l'œuvre à l'échelle de la plante entière.
4. Apporter une vision globale et synthétique des effets de la déficience en K sur le fonctionnement de la plante et fournir des pistes pour la modélisation de l'effet de la déficience en K dans les plantes.

Ces 4 étapes sont de nature différente. Elles reposent sur de l'expérimentation en condition de culture, en serre et sur une intégration de nos résultats aux différentes échelles (peuplement, plante/organes) dans un schéma conceptuel.

### ***Choix méthodologiques***

#### *Le stade végétatif*

A partir de la floraison, le cotonnier, de par sa nature indéterminée développe un système fructifère tout en poursuivant le développement de son appareil végétatif. De nombreuses interactions entre organes sont alors à l'œuvre et deviennent prédominantes dès le début de la fructification. Il nous est apparu plus simple et suffisamment riche de s'intéresser au stade végétatif pour entrer dans le détail des effets du K dans la plante et en tirer des conclusions sur les mécanismes physiologiques en cause.

*Choix des dispositifs expérimentaux*

Notre étude reposera sur deux types de dispositifs, premièrement des essais de plein champ en conditions pluviales strictes menés au Bénin sur des sols pour lesquels la carence en K est reconnue comme une contrainte majeure et deuxièmement une expérimentation en serre à Bordeaux en hydroponie. Les conditions contrastées des essais répondent à des objectifs différents et complémentaires. Les essais de plein champ permettront de caractériser la réponse de la culture du cotonnier à une déficience en K à l'échelle du peuplement végétal et en situation agricole réelle. La limite de ces essais, conduits selon les techniques culturales recommandées localement et avec une irrigation absente ou seulement partielle, est qu'ils ne permettent pas d'exclure d'éventuelles interactions avec d'autres facteurs (disponibilité en eau notamment). L'essai en serre nous permettra d'observer à l'échelle du plant et parfois des organes les différentes composantes de la surface foliaire, de la répartition de la biomasse et de la photosynthèse. L'utilisation de l'hydroponie favorisera un contrôle aussi strict que possible de l'alimentation en K des plantes. De plus, associé à un contrôle de l'humidité relative, l'hydroponie nous permettra de mettre les cotonniers dans des conditions de confort hydrique et ainsi de mesurer les effets directs du K sur la plante sans craindre d'interactions avec un statut hydrique défavorable.

*Les niveaux de déficience*

On cherchera à couvrir une gamme de déficience et d'encadrer en particulier les seuils de carence définis sur coton par Reddy et Zhao (2005) qui suggèrent que les effets se succèdent au fur et à mesure que la carence se développe et proposent deux seuils de concentration en K (16,8 et 12 mg g<sup>-1</sup>) pour lesquels la croissance foliaire et la photosynthèse sont respectivement affectées. En condition de culture, il sera impossible de maintenir les plantes proches de ces seuils mais le suivi périodique des teneurs en K des plantes sera comparé aux seuils et nous interpréterons les modifications observées à la lumière de ces seuils. D'autre part, le dispositif en hydroponie nous donnera un meilleur contrôle des teneurs en K des plantes et nous viserons à obtenir une gamme de statut K des feuilles encadrant ces valeurs.

*Le modèle de Monteith*

Le cadre conceptuel d'interception/conversion de la lumière développé par Monteith et Moss (1977) sera utilisé pour l'analyse des résultats obtenus au champ. En séparant l'interception du rayonnement lumineux et sa conversion en biomasse en deux termes indépendants, il est possible d'émettre de solides hypothèses sur la nature des dysfonctionnements résultant de la déficience en K. Les multiples effets du potassium dans le fonctionnement physiologique de la plante montrent cependant que les effets macroscopiques observés peuvent résulter d'une multiplicité de processus. Une analyse plus fine des mécanismes physiologiques ou biochimiques affectés en fonction de l'intensité de la déficience sera donc nécessaire.

*La photosynthèse*

Le modèle de Farquhar *et al.* (1980) intègre différents aspects de la biochimie de l'assimilation carbonée et constitue un outil pour analyser la photosynthèse à partir de courbes de réponse à la lumière et au CO<sub>2</sub> ambiant. Il renseigne sur le rôle respectif de plusieurs mécanismes comme les propriétés de la ribulose biphosphate carboxylase-oxygénase, la

réduction du carbone et la photorespiration oxydative, le rendement quantique et le transport des électrons le long de la chaîne de réaction dans les membranes des thylakoides (Farquhar *et al.*, 1980). Les courbes de réponse à la lumière et au CO<sub>2</sub> nous permettront de déterminer les paramètres du modèle de Farquhar et de quantifier le rôle de l'ouverture stomatique (Farquhar et Sharkey, 1982). Un suivi tout au long de la journée de l'assimilation en conditions naturelles nous permettra d'évaluer l'impact réel des traitements en K sur l'assimilation du carbone.

### *Les observations sur la croissance et le développement des organes végétatifs*

La surface foliaire peut être décrite comme le produit d'un nombre de feuille et d'une taille moyenne des feuilles. Cette dernière est elle-même le produit d'une taille initiale et d'une vitesse de croissance intégrée sur toute la durée de croissance. La démarche utilisera le cadre d'analyse de la croissance foliaire en réponse aux stress abiotiques mis au point sur d'autres plantes et en les appliquant au cotonnier (Lecœur *et al.*, 1995). En complément du cadre d'analyse précédent, la démarche consistera à étudier les modifications de l'architecture du plant et de la répartition des biomasses et d'en tirer des hypothèses sur les mécanismes physiologiques qui en sont responsables.



# RESULTATS

---

## **Radiation interception and conversion to biomass in two potassium-deficient cotton crops in South Benin**

---

**E. G  rardeaux<sup>1</sup>**  
**L. Jordan-Meille<sup>2</sup>**  
**S. Pellerin<sup>3</sup>**

Publi   dans la revue Journal of Agricultural Science (2009), volume 147, issue 2, pp 155-168.

---

<sup>1</sup> CIRAD UPR Syst  mes de culture annuels, 34398 Montpellier, France

<sup>2</sup> ENITAB UMR Transfert sol-plante et Cycle des   l  ments Min  raux, 33000 Bordeaux, France

<sup>3</sup> INRA UMR Transfert sol-plante et Cycle des   l  ments Min  raux, 33000 Bordeaux, France

Cet article explore les réponses de peuplement de cotonniers en condition de culture pluviale à des niveaux de fertilisation en potassium. En appliquant le cadre conceptuel d'interception/conversion de la lumière il a pour but d'évaluer dans quelle mesure ces termes sont affectés par les niveaux de carence en potassium. Il examine aussi la répartition de la biomasse au sein des différents compartiments de la plante.

### ***Résumé en français***

## **Interception de la lumière et conversion en biomasse dans deux cultures de cotonnier déficientes en potassium au Sud Bénin**

### ***Introduction***

La culture de cotonnier est particulièrement sensible à la disponibilité du sol en potassium. La déficience en potassium cause de nombreux dysfonctionnements à l'échelle de la plante, notamment une réduction de la croissance foliaire, de la photosynthèse, de l'allocation des assimilats, que l'on peut mettre en relation avec les fonctions bien connues jouées par le K sur la diminution de l'ouverture stomatique, la réduction de la synthèse de protéines, l'altération du transport des sucres.... Toutefois, parmi les multiples dérèglements physiologiques induits, certains se manifestent très tôt et d'autres uniquement lorsque la carence est sévère.

L'objectif de ce chapitre est d'étudier chez le cotonnier l'influence d'une carence en potassium en plein champ sur le développement de la surface foliaire, la conversion de l'énergie lumineuse interceptée en biomasse et sa répartition au sein de la plante. Il est aussi d'en déduire des hypothèses sur les mécanismes physiologiques sous-jacents. Le cadre théorique retenu est le modèle de Monteith et Moss(1977).

### ***Matériels et méthodes***

Deux essais en conditions pluviales ont été conduits à Aplahoué (6°57'N,1°40'E) et Savalou (7°55'N,1°55'E) au Bénin. Trois niveaux de fertilisation ont été appliqués à Aplahoué : 0, 40 et 80 Kg K<sub>2</sub>O/ha et deux niveaux à Savalou : 0 et 60 Kg K<sub>2</sub>O /ha. Les variables climatiques principales (pluviométrie, rayonnement, température, humidité) ont été mesurées sur les sites.. Pendant la période étudiée (90 jours), les pluviométries ont été de 413 mm à Aplahoué et 282 mm à Savalou. Dans les deux sites les conditions hydriques ont été limitantes: le nombre de jours où la FTSW a été inférieure à 0.6 est de 22 à Aplahoué et 42 à Savalou.

Dix plants par parcelles ont servi aux observations non destructives. Les variables mesurées ont été la hauteur des plants, leur nombre de nœuds, et les dates de floraison. Les biomasses et les surfaces foliaires ont été mesurées sur 10 autres plants prélevés au hasard dans chaque parcelle à 15 jours d'intervalle pendant 90 jours.

La surface foliaire du peuplement a été calculée par estimation allométrique de la surface individuelle de chaque feuille à Aplahoué et à l'aide d'une méthode optique (capteur hémisphérique) à Savalou. Les deux méthodes on été comparées et donnent des valeurs équivalentes.

L'efficacité d'utilisation de la lumière (RUE) est la pente de la relation entre le rayonnement photosynthétiquement actif intercepté et la biomasse aérienne sèche entre 10 et 90 jours après la levée.

### ***Résultats majeurs***

Les traitements carencés ont eu des teneurs en potassium différentes entre les deux sites. A Aplahoué, la carence a été progressive et modérée. La teneur moyenne en K foliaire a été d'environ 20 mg g<sup>-1</sup> jusqu'à 650 °Cd puis a chuté progressivement jusqu'à 10 mg g<sup>-1</sup> vers 800°Cd. En revanche, à Savalou la déficience a été plus forte. La teneur en potassium du traitement carencé a oscillé entre 8 et 14 mg g<sup>-1</sup> tout au long de l'expérimentation. On n'a observé aucun effet des traitements sur le rythme d'émission des entrenoeuds sur la tige principale. En revanche, dans les traitements sans apport de potassium, la hauteur a été inférieure, la floraison a été décalée de 3 à 6 jours et le nombre de branches végétatives a été réduit. La surface foliaire moyenne a été fortement affectée par les traitements en raison de la réduction du nombre de feuilles et dans une moindre mesure de celle de la surface individuelle des feuilles.

L'efficacité de conversion de la lumière a été faible dans nos deux essais en raison des conditions hydriques vécues par les plants. Dans aucun des deux essais, l'efficacité d'utilisation de la lumière n'a pas été affectée par les traitements. En conséquence, la réduction de biomasse observée dans les traitements carencés en K est entièrement expliquée par une diminution de la surface foliaire. La répartition de la biomasse dans les plants a aussi été modifiée. Les plants carencés allouent relativement moins de biomasse aux tiges et aux fruits, au profit des feuilles. L'absence d'effet sur l'efficacité d'utilisation de la lumière peut paraître surprenante compte tenu des résultats antérieurs qui démontrent l'effet d'une carence en potassium sur la photosynthèse. Plusieurs explications sont possibles : en premier l'assimilation a peut être été limitée par la contrainte hydrique. Mais cet argument n'est pas satisfaisant car la croissance foliaire, qui est le mécanisme réputé le plus sensible au stress hydrique, a bien été affectée par la carence en potassium. En second, l'efficacité d'utilisation de la lumière est calculée par un rapport entre la matière sèche aérienne et l'énergie lumineuse interceptée. Une moindre allocation de biomasse aux racines sous carence en K, comme cela est souvent rapporté dans la littérature, a pu en partie atténuer la moindre croissance observée au niveau aérien.

## ***Abstract***

A potassium fertilizer field trial of rain-fed cotton crop was carried out on ferrasols at two sites in Benin. The measurements focused on leaf formation patterns and their ability to convert intercepted photosynthetically active radiation (PAR) into biomass. The results highlighted the role of K in plant architecture and leaf area development. On K deficient plots, the reduction in leaf area was mostly the result of a decreased number of leaves and, to a lesser extent, leaves of a smaller individual size. During vegetative growth, leaf senescence did not differ between treatments. Biomass partitioning to different plant compartments was found to be affected by potassium deficiency, in favour of leaves. No significant effect of K treatment was observed on the conversion of intercepted radiation into biomass.

## ***Introduction***

Potassium is the most abundant inorganic cation in plants and is present mainly in cytoplasm and vacuoles. Many studies have demonstrated the key roles of potassium as: (i) an activator of enzymatic reactions (Evans and Sorger, 1966), (ii) a charge-regulating ion and pH regulator for sugar conversion and transport (Giaquinta, 1977) and (iii) an ionic osmoregulator of turgor, especially in stomata (Eiji *et al.*, 2004). There is a three-phase physiological impact when the leaf K concentration declines: firstly, the vacuole K concentration drops, but this is offset by an increase in the levels of other cations such as sodium, magnesium and calcium (Leigh and Wyn Jones, 1984; Triboulot and Pritchard, 1997; Bednarz *et al.*, 1998), which has little physiological impact and is dependent on the possibility of compensating with other osmotica (Barracough, 1993). As the K deficiency increases, its concentration in vacuoles declines, osmotic functions are affected and there are obvious effects on mechanisms such as cell growth and division and stomatal conductance. The cells maintain their cytoplasmic K concentration to ensure their biochemical functions (Leigh and Wyn Jones, 1984; Walker *et al.*, 1996). Finally, under severe K deficiency, the cytoplasmic K concentration drops. Photosynthetic processes are affected, including a decrease in chlorophyll content and net photosynthesis (Reddy and Zhao, 2005), an increase in respiration, sugar uptake in chloroplasts and a decrease in starch synthesis (Amtmann *et al.*, 2006). The decline in chlorophyll concentration is caused by a lack of ascorbate-dependent H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> scavenging enzymes (Cakmak, 1994), causing leaf chlorosis and necrosis.

Potassium plays an important role in cotton production by enhancing lint yield and fibre quality. K deficiency often appears in cotton grown in soils where other crops are not affected by K deficiency (Cassman *et al.*, 1989). This peculiarity could be related to an unfavourable root/shoot ratio (Cassman *et al.*, 1989), an inability of cotton roots to fully take advantage of surface soil where K availability is greatest (Gulick and Cassman, 1989) and a high K demand during boll development (Bednarz and Oosterhuis, 1999), leading to premature senescence (Gwathmey and Howard, 1998 ; Wright, 1999). Bt cotton varieties grown in developing countries, including China (Pray *et al.*, 2002), South Africa and India (Morse *et al.*, 2007), show yield increases due to better fruit protection, which may result in a higher K demand during boll development. While the detrimental effects that deficient soil K levels can have on lint yield and fibre quality are well documented (Cassman *et al.*, 1990 ; Pettigrew *et al.*, 1996; Pettigrew, 1999), the effects on physiology and growth are not completely understood, especially for rain-fed crops. Field studies suggest that K deficiency decreases photosynthetic capacity at the individual plant level (Pettigrew and Meredith, 1997). However, it is not clear whether this decrease results from a decrease in leaf area index (LAI) alone or in combination with adverse effects on photosynthetic processes (Caporn *et al.*, 1982; Scherer and Schubert, 1982; Xi and

Lihua, 1989; Reddy *et al.*, 2000; Zhao *et al.*, 2001). Reddy & Zhao (2005) suggested that these phenomena succeed one another as the deficiency gradually increases and proposed two critical K concentrations (16.8 and 12 mg/g measured on the upper expanded leaves), which may account for the observed limitation in leaf area expansion and photosynthesis, respectively. The marked decrease in LAI associated with K deficiency has been highlighted by many authors for diverse cultivated species (Rama, 1986), including cotton (Xi and Lihua, 1989; Pettigrew and Meredith, 1997; Zhao *et al.*, 2001). In cotton, however, there is often little analysis of which processes are impacted by K stress (Mutsaers, 1983).

Cultivated soils in West Africa often have low nutrient contents, particularly for K. Agricultural practices may increase K deficiencies because of insufficient K restitution and a decrease in the inclusion of fallows in rotations. The effects of unbalanced fertilization on soil K availability are amplified by the prevailing soil and climatic conditions in West Africa (Poss *et al.*, 1997), where kaolinic particles induce high selective K adsorption and where annual rainfall can be locally very high, thus leading to K leaching. Richard (1974) found that the plant K status was closely linked to cumulative rainfall from cotton crop emergence.

The objective of the present study was to test the influence of K deficiency on leaf formation patterns in cotton, using two rain-fed experiments in Benin. The effect of K deficiency on the conversion of intercepted radiation and the allocation of the assimilates produced between the above-ground organs were also assessed. Focus was placed on these variables since they represent the three main steps of the crop biomass simulation model proposed by Monteith and Moss (1977). Leaf formation pattern was analysed through simple indicators such as leaf emergence rate, number, size and senescence. Radiation interception and conversion to biomass were estimated by calculating the radiation-use efficiency ( $RUE = \text{g dry matter/MJ of photosynthetically active radiation (PAR) intercepted by the canopy}$ ), which has been successfully used to quantify crop photosynthesis (Monteith, 1994), especially in tropical agricultural conditions (Black and Ong, 2000). Insight into the impact of K deficiency on seasonal time courses of leaf area index, RUE and resource allocation is of major importance for interpreting, modelling and enhancing lint yield and fibre quality under the widespread K-limiting conditions commonly experienced in West African countries.

## ***Materials and methods***

### *Experiments*

Potassium fertilization trials were carried out for cotton crops grown at Aplahoué (6° 57' N, 1° 40' E, 80 m) in 2004 and at Savalou (7° 55' N, 1° 55' E, 228 m) in 2005 in Benin. Hereafter, these experiments will be referred to as Aplahoué-2004 and Savalou-2005 to avoid confusion between experimental year and location. The soils were ferrallitic (Inceptisol) at Aplahoué and partially hardened tropical ferruginous (Alfisol) at Savalou. The average physical characteristics in the 0–600 mm horizons were as follows (measurements at 60 days after emergence (DAE)). At Aplahoué, the soil was a deep (>2 m) sandy soil containing 110 ml clay/l and 30 ml loam/l, pH 6.2, 7 g organic matter (OM)/kg, 20 mmol cation exchange capacity (CEC)/kg and 21 ppm  $P_2O_5$  Olsen; at Savalou, the soil contained 40–60 % gravel by volume with a thick hardpan layer at a depth of 800 mm, including 120 ml clay/l, 120 ml loam/l, 46 mmol CEC/kg, pH 6.8, 12 g OM/kg and 35 ppm  $P_2O_5$  Olsen. At Aplahoué, three levels of fertilization had been applied since 2003 (0, 40 and 80 kg  $K_2O$ /ha), which were termed the K0, K40 and K80 (= control) treatments, respectively. At Savalou, two levels of fertilization had been applied since 1969 (0 and 60 kg  $K_2O$ /ha), identified as K0 and K60 (= control). For both sites, the applied potassium fertilizer

Table 6 : Cotton crop management sequences and soil-climate conditions from emergence until 90 days after emergence in trials carried out at Aplahoué in 2004 and Savalou in 2005. Average nutrient concentrations in soil are measured at mid season, for the 0–400 mm horizons.

	Aplahoué-2004			Savalou-2005	
Variety	H279-1			H279-1	
Density (plants/ha)	35800			56900	
Inter row spacing (m)	0.8			0.8	
Sowing date	1 Jul			30 Jun	
Fertilizer incorporation date	15 Jul			16 Jul	
Crop protection	6 treatments			6 treatments	
Harvest date	20 Dec			15 Nov	
Soil type (control)	ferrallitic			ferruginous	
Organic matter (g/kg)	7			12	
CEC soil (mmol/kg)	20			46	
K (mmol/kg)	K0	K40	K80	K0	K60
	0.8	1.1	1.1	1.2	1.9
Mg (mmol/kg) (*)	3.8			8.1	
Ca (mmol/kg) (*)	12.6			36	
Na (mmol/kg) (*)	0.2			0.3	
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> Olsen (ppm) (*)	21			35	
Rainfall (mm)	413			282	
No. days FTSW ( <sup>†</sup> ) < 0.6	22			42	
Thermal time (°Cd)	1066			1056	
Solar radiation (MJ m <sup>-2</sup> )	1416			1525	

(\*) measured at 60 days after emergence and averaged on 0–400 mm horizons on control K treatments plots

(<sup>†</sup>) Number of days where the fraction of transpirable soil water (FTSW) is below 0.6

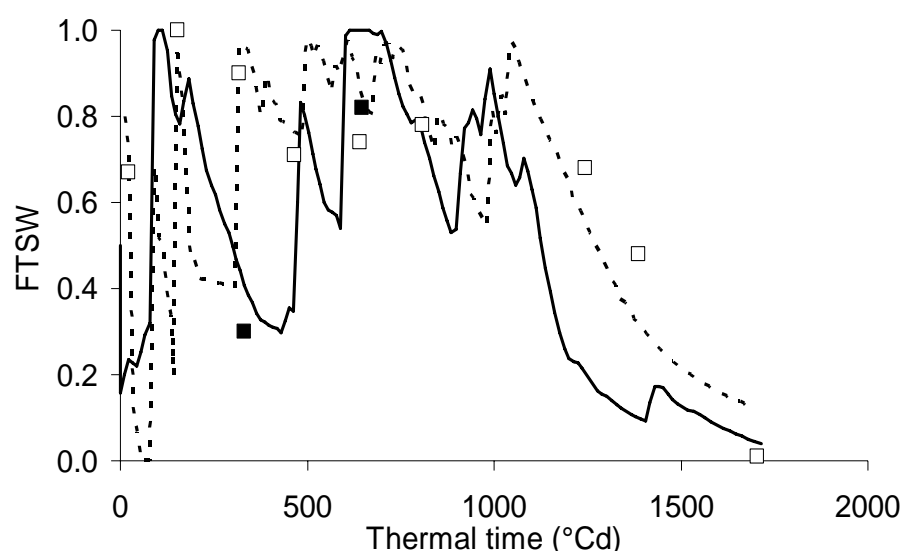


Figure 12 : Simulated and observed fraction of transpirable soil water (FTSW). Lines link daily simulated data for Aplahoué-2004 (solid line) and Savalou-2005 (dotted line) and squares represent observed data in Aplahoué-2004 (open squares) and Savalou-2005 (solid squares).

was a 1:1 blend of KCl and K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>; crop residues were buried in the soil. No irrigation was applied. A randomized block experimental design was used with six replications. As shown in table 6, exchangeable K concentrations in the soil (at 60 days after emergence) were low, even for the well-fertilized plots (1.1 mmol/kg for Aplahoué-2004 and 1.9 mmol/kg for Savalou-2005, corresponding to 43 and 74 ppm, respectively). This was probably the result of K uptake by plants during growth. However, exchangeable K concentrations were significantly lower in the K0 plots. Other main soil conditions and agricultural practices are summarized in Table 1.

#### *Climatic conditions and general trends*

Data for climatic variables were collected using a portable automatic  $\mu$ metos PESSL device (PESSL Instr. GES.M.B.H., Weiz, Austria) installed alongside the experimental plots. The following parameters were recorded: minimum and maximum air temperatures (°C, SMT 160-30 sensor), rainfall (mm, tipping-spoon rain gauge), global solar radiation (W/m<sup>2</sup>, pyranometer EG&G VACTEC VTB 4051 sensor) and wind speed (m/s, MD512 sensor). Potential evapotranspiration (ETP) was calculated according to the Penman-Monteith method. Thermal time (TT) was calculated daily as:

$$TT = \sum((T_{max} + T_{min})/2 - T_{base}) \quad (1)$$

where  $T_{max}$  is the maximum daily temperature,  $T_{min}$  is the minimum daily temperature and  $T_{base}$  is the threshold temperature for cotton (13 °C).

Cumulated temperatures and solar radiation were almost identical for both study periods (Table 6) and both years were characterized by low rainfall. Cumulated rainfall from emergence until flowering (100 DAE) was 413 mm at Aplahoué-2004 and 282 mm at Savalou-2005. Drought conditions were particularly severe during the very early stages of crop growth at Aplahoué-2004, but were more evenly distributed over the growing period at Savalou-2005.

#### *Soil water status*

The daily water balance was calculated for each trial using a reservoir model with two compartments. The first layer was bounded by the soil surface and the depth of the rooting front and the underlying layer by the rooting front and a depth of 1 m. The soil water reserve was calculated as the difference between the maximum soil water content (measured on the day after rainfall events > 40 mm) and the minimum soil water content (measured at the onset of the dry season). The depth of the rooting front was calculated assuming a daily extension rate for cotton of 20 mm/day until 60 DAE, 15 mm /day until 90 DAE and then 0 mm/day (Coelho, 1998). The validity of the root depth model was checked by monitoring the soil-root profile at 60 and 120 DAE (data not shown).

The available soil water reserve for the first layer was calculated daily on the basis of the sum of rainfall, the previous reserve and the quantity of water accessed by daily root growth, while subtracting evapotranspiration and possible water drainage. Available soil water for the second layer was calculated daily on the basis of first layer drainage, previous reserve, quantity of water lost by daily root growth and possible water drainage. Drainage for each layer was calculated as the difference between the soil water content and soil water reserve. Only positive values were taken into account. The initial available soil water reserve was measured for the 0–400 mm soil surface horizon at emergence. The fraction of transpirable soil water (FTSW) was calculated as the quantity of water available to the plant divided by the maximum soil water reserve (Fig. 12). To check the quality of the simulation, soil water contents determined on the



basis of the water balance were compared with gravimetric moisture measurements for soil samples collected at 30, 60, 90 and 120 DAE. The number of days from emergence until 90 DAE when the fraction of transpirable soil water (FTSW) could be considered as limiting (below 0.6) was 22 for Aplahoué-2004 and 42 for Savalou-2005 (Fig. 12, Table 6).

#### *Plant sampling and monitoring*

Ten randomly selected plants per plot were non-destructively monitored at 10-day intervals. The same 10 plants were monitored on each occasion. Mainstem nodes were counted between the cotyledonary scar and the uppermost unfolded leaf node. The flowering date was taken as the date when half of the plants in individual plots had flowered. After this date, the final numbers of developed (> 100 mm) fruiting and vegetative branches were determined and plant height was measured.

Biomass measurements were made for 10 randomly selected plants in all plots at 15 day intervals until 90 DAE (c. 1000 °Cd). The samples were sub-divided into three categories (stems + petioles, leaves, fruit) and dried for 3 days at 80 °C to determine their dry weights.

#### *Chemical analyses*

K, Ca, Mg and Na concentrations were measured by atomic emission or absorption after calcination at 550 °C and dissolved in HNO<sub>3</sub>. Soil analysis was carried out according to the AFNOR standard for ammonium acetate (pH 7, NFX31-108) extractible cations.

#### *Calculations and parameterization of leaf growth and radiation conversion*

In Aplahoué-2004, the area of individual leaves was calculated from the length of the left leaf vein as follows:

$$Y = 1.4862 X^{1.8797} \quad (2)$$

where X is the leaf vein length (mm) and Y is the leaf area (mm<sup>2</sup>). This equation was obtained by determining the regression between leaf vein length and leaf area for 185 leaves ( $R^2 = 0.955$ ). Leaves were counted as senescent when less than half of their area was green. Senescent leaf ratio (SLR) was calculated at Savalou-2005 as the number of senescent leaves divided by the total number of leaves. Leaf area index (LAI) was calculated as total leaf area/plant multiplied by plant density.

In Savalou-2005, LAI was measured with a LAI-2000 Plant Canopy Analyser (Li-COR Inc., Lincoln, NE, USA). Measurements were performed early in the morning under uniformly overcast conditions (Hicks and Lascano, 1995). The accuracy of the LAI-2000 measurements was checked on five dates throughout the entire experimental period by determining individual leaf areas for 10 plants in every plot. Good correspondence was observed between both methods. In Aplahoué-2004 and Savalou-2005, daily LAI values were calculated by linear interpolation between measurement dates. Relative LAI values were calculated as: LAI of the K0 treatment divided by that of the control treatment.

Photosynthetically active radiation (PAR) intercepted daily by plants was calculated as:

$$PAR_i = \epsilon_i \times R_{PAR} \times \text{Global Solar Radiation} \times \exp(-k \times LAI) \quad (3)$$

Table 7 : Effects of K applications on the node number of the first fruiting branch (FFB), number of vegetative branches (NbVB), number of days between planting and flowering (FLO) and plant height in the field experiments at Aplahoué in 2004 and Savalou in 2005. FFB, NbBV and height are the means for 60 plants.

	Aplahoué-2004					Savalou-2005				
	K treatments (kg/ha)	FFB	NbVB	FLO (DAP)	Height (mm)	K treatments (kg/ha)	FFB	NbVB	FLO (DAP)	Height (mm)
	0	6.0	0.78	73	436	0	5.7	0.74	62	185
	40	5.6	1.41	70	523	60	5.3	1.56	56	304
	80	5.5	1.40	69	560					
Mean		5.7	1.20	71	506		5.5	1.15	59	244
P		0.191	0.048	0.117	0.006		0.34	0.049	0.005	0.02
S.E.		0.19	0.17	1.1	24.3		0.45	0.27	0.88	20.7
D.F.		10	10	10	10		5	5	5	5

S.E.: standard error of the mean; D.F.: degree of freedom. DAP: days after planting. Measurements were performed at mid-season stage, on 9 Sept 2004 and 13 Sept 2005

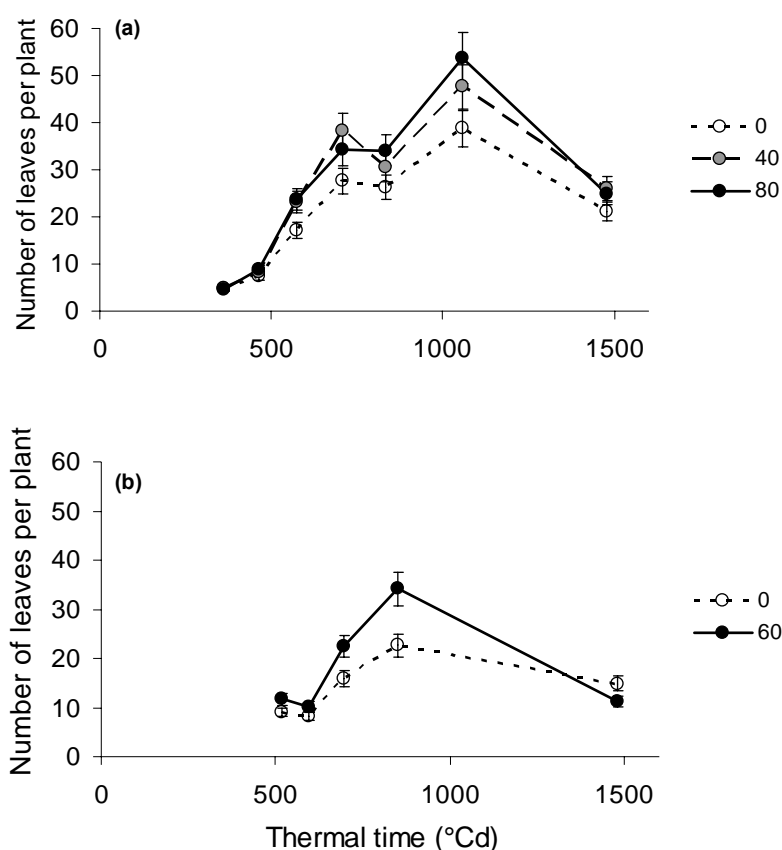


Figure 13 : Number of leaves per plant for different K treatments in the Aplahoué-2004 (a) and Savalou-2005 (b) experiments. Each point represents the mean for 60 plants. The horizontal bar indicates that the difference in the number of leaves between K0 and K60 or K80 is significant at  $P < 0.05$ . Vertical bars are confidence intervals at alpha 0.05.

where  $k$  (light extinction coefficient) was taken as 0.87, as obtained by Constable (1986) and Sadras (1996) for cotton crops with populations with a similar density (5 plants/m<sup>2</sup>). Lower values (ranging from 0.6 to 0.8) have been used by other authors for crops with higher plant densities (Rosenthal and Gerik, 1991; Sadras and Wilson, 1997). Ratio of PAR to total radiation ( $R_{PAR}$ ) was taken to be constant at 0.5, a value frequently used in previous studies (Monteith, 1972; Sinclair and Muchow, 1999a; Lizaso *et al.*, 2003). Maximum efficiency of radiation interception by a cotton canopy ( $\epsilon_i$ ) was set at 0.95 (1965).

Radiation use efficiency (RUE) was calculated between 10 and 90 DAE on the basis of the slope of the regression between above ground dry biomass (g/m<sup>2</sup>) and cumulated intercepted PAR (MJ/m<sup>2</sup>) for all measurement dates. In the present study, intercepted PAR was calculated instead of the more rigorous absorbed PAR, calculation of which requires measurement of canopy and soil reflectance (Bonhomme, 2000) or the use of a constant correction factor as proposed by Sinclair & Muchow (1999a). This simplified calculation has already been widely used (Lacape, 1998).

### *Statistical analysis*

The data were processed by analysis of variance using SAS software (Sas Institute Inc, 1997).

## **Results**

### *Plant development*

Plant development can be partly described through the rate of main stem node formation and the date of flowering. The number of main stem nodes was linearly related to thermal time until the rise in nutrient sink strength generated by fruit development, which occurred at around 1000 °Cd at Aplahoué-2004 and Savalou-2005 (data not shown). During the linear phase of each curve, the rate of node appearance on the main stem was 0.015 nodes per °Cd for Aplahoué-2004 and 0.016 nodes per °Cd for Savalou-2005, irrespective of K treatment. This led to a final number of nodes of *c.* 18 and 17, respectively. However, the onset of flowering was significantly delayed at Savalou-2005 by 6 days (Table 7) in the K-deficient treatment.

### *Plant architecture*

The mean number of vegetative branches was lower in K-deficient plants (*c.* 0.7) than in control plants (*c.* 1.5; Table 7) at both sites. However, the position of the first fruiting branch was not modified (non-significant difference of 0.5 nodes) in K-deficient plants, indicating that abscission or abortion of vegetative branches alone could account for their lower number.

### *Leaf characteristics*

#### Leaf number

Figure 13 shows the influence of thermal time and K treatment on leaf number. Bell-shaped curves were obtained, with a reduction in leaf numbers towards the end of the growth period. This is a common phenomenon in cotton plants that results from changes in the balance between nutrient source and sink organs (Patterson *et al.*, 1978). Cotton leaves were 1.5 times

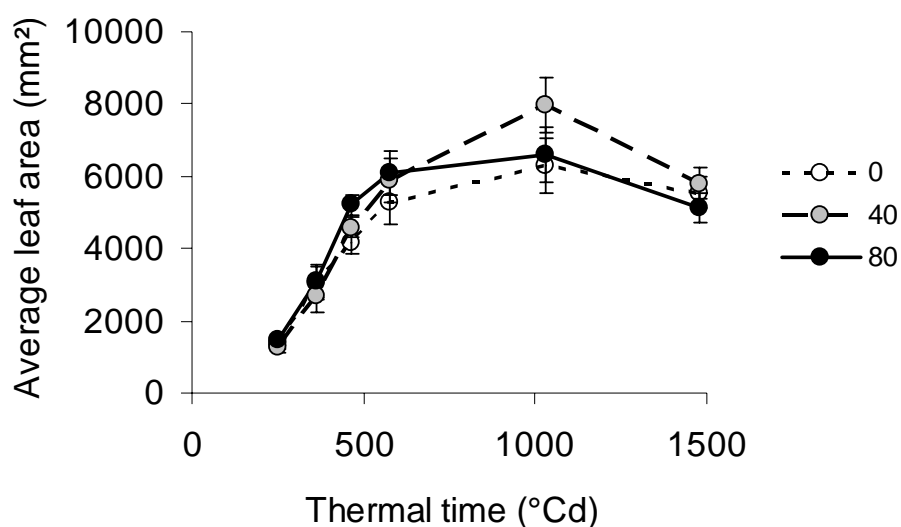


Figure 14 : Average area of individual leaves as a function of thermal time for three K treatments at Aplahoué in 2004. Each point represents the mean for 60 plants. Vertical bars are confidence intervals at alpha 0.05.

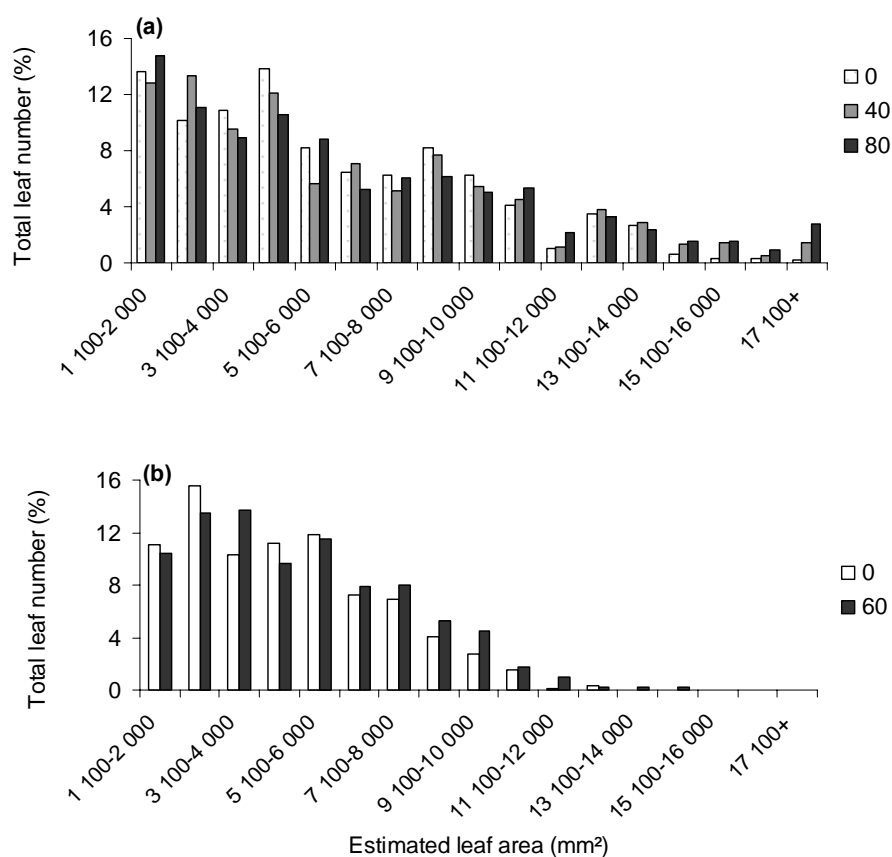


Figure 15 : Distribution of individual leaf area for cotton crops at early flowering (60 DAP) for the different K treatments at Aplahoué in 2004 (a) and Savalou in 2005 (b). Percentages were calculated for all leaves in 60 plants per treatment, representing 2900 leaves in the Aplahoué-2004 and 1500 in the Savalou-2005 experiments.

more numerous at Aplahoué-2004 (Fig. 13a) than at Savalou-2005 (Fig. 13b). Between 500 and 900 °Cd, significant differences were noted between K-deficient and control plants (K80 at Aplahoué-2004 and K60 at Savalou-2005). During this period, the relative leaf number values for K-deficient cotton plants (K0 / Control) were 0.75 for Aplahoué-2004 and 0.65 for Savalou-2005. These differences disappeared by the end of the cycle (1200–1500 °Cd).

#### Individual leaf areas

The average area of individual leaves was calculated for each measurement date. This approach provides a simple way to assess the effect of K treatments on individual leaf area, but must be considered with caution since it does not distinguish between growing leaves and adult leaves which have already reached their final size. After a period of increase, the values stabilized to provide constant mean area values, probably reflecting an equilibrium between small young leaves and larger mature ones (Fig. 14). At steady-state, the average areas of individual leaves were significantly lower in the K0 treatment at both experimental sites (data not shown for Savalou-2005). For instance, the mean individual leaf areas attained 60 days after planting (i.e. at 550 °Cd at both sites) were 5600 vs. 6300 mm<sup>2</sup> for K0 and K80 in Aplahoué-2004, and 4000 vs. 4500 mm<sup>2</sup> for K0 and K60 in Savalou-2005. These discrepancies reflect the slight effect of K treatment on the distribution of individual leaf areas 60 days after planting (Fig. 15), when the proportion of large leaves (> 12 000 mm<sup>2</sup>) was significantly higher in K80 than in K0 in Aplahoué-2004, but not in Savalou-2005. Conversely, the proportion of small leaves (< 3 000 mm<sup>2</sup>) was significantly higher in K0 than in K60 in Savalou-2005, but not in Aplahoué-2004.

#### Leaf senescence

SLR (data not shown) ranged from 0.25 to 0.35, i.e. a relatively high ratio, until flowering began and followed a bell-shaped curve, with the peak value corresponding to 600 °Cd. No significant difference between K treatments was observed during the vegetative or flowering periods.

#### Leaf area index

Figure 16 shows the time course of leaf area index (LAI) for all K treatments. LAI at Aplahoué-2004 was lower than at Savalou-2005 and was significantly higher in the control treatment than in the K-deficient treatments at both sites. In both trials, LAI differed between treatments from around 500 °Cd. The greatest differences were observed between 600 and 1000 °Cd (Fig. 16). During this period, the ratio of LAI values for the K-deficient treatments divided by those for the control treatment was *c.* 0.7–0.8 at Aplahoué-2004, while at Savalou-2005 the difference was greater as the ratios ranged from 0.4–0.7. Towards the end of the growth period, LAI decreased to similar values in all treatments, probably because demand for assimilate by the fruit slowed and eventually stopped vegetative growth and promoted leaf abscission. However, the previous relative differences for LAI had a marked impact on the proportion of intercepted radiation, as shown below.

Table 8 : Effects of K applications on cumulative intercepted radiation from emergence to 90 days after planting (PARi; MJ/m<sup>2</sup>), above-ground biomass production at mid-flowering (g/m<sup>2</sup>) and radiation use efficiency (g DM/MJ) in field experiments at Aplahoué in 2004 and Savalou in 2005. All data represent means for 60 plants.

Aplahoué-2004					Savalou-2005				
	K treatments (kg/ha)	PARi (MJ/m <sup>2</sup> )	DM (g/m <sup>2</sup> )	RUE (g DM/MJ)		K treatments (kg/ha)	PARi (MJ/m <sup>2</sup> )	DM (g/m <sup>2</sup> )	RUE (g DM/MJ)
	0	173	152	1.04		0	209	123	0.42
	40	182	153	0.88		60	257	193	0.41
	80	180	171	1.17					
Mean		178	158	1.03			239	158	0.41
<i>P</i>		0.17	0.065	0.456			0.0005	0.045	0.584
S.E.		55	29				48	19	
D.F.		10	10				5	5	

S.E.: standard error of the mean; D.F.: degree of freedom; DM = dry matter. RUE: radiation use efficiency = regression slopes of DM and PARi.

Table 9 : Effects of K applications on above-ground biomass partitioning in the field experiments at Aplahoué in 2004 and Savalou in 2005. All data represent means for 60 plants.

Aplahoué-2004							
Early flowering (650 °Cd)				End of flowering (1200 °Cd)			
K treatment (kg/ha)	Leaf DM (ratio)	Stem DM (ratio)	Fruit DM (ratio)	Leaf DM (ratio)	Stem DM (ratio)	Fruit DM (ratio)	
0	0.59	0.41	-	0.16	0.45	0.39	
40	0.57	0.43	-	0.16	0.45	0.39	
80	0.55	0.45	-	0.10	0.44	0.45	
Mean	0.57	0.43	-	0.13	0.44	0.41	
<i>P</i>	0.47	0.47	-	0.34	0.93	0.17	
S.E.	0.019	0.019		0.028	0.031	0.035	
D.F.	10	10		10	10	10	

Savalou-2005							
Early flowering (650 °Cd)				End of flowering (1200 °Cd)			
K treatment (kg/ha)	Leaf DM (ratio)	Stem DM (ratio)	Fruit DM (ratio)	Leaf DM (ratio)	Stem DM (ratio)	Fruit DM (ratio)	
0	0.68	0.28	0.04	0.26	0.33	0.41	
60	0.60	0.33	0.07	0.22	0.28	0.50	
Mean	0.64	0.30	0.05	0.24	0.30	0.45	
<i>P</i>	0.0001	0.014	0.043	0.353	0.08	0.112	
S.E.	0.008	0.009	0.007	0.028	0.015	0.04	
D.F.	5	5	5		5	5	

S.E.: standard error of the mean; D.F.: degree of freedom ; DM = dry matter. DM ratio represents organs DM/total above-ground DM

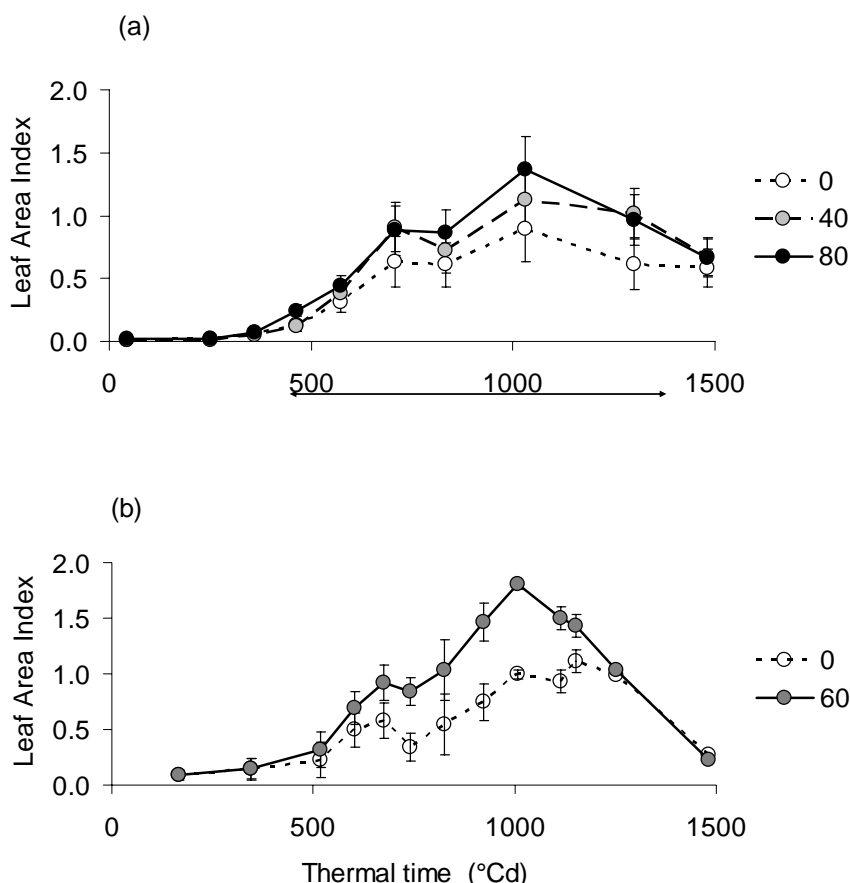


Figure 16 : Leaf area index for a cotton crop as a function of the post-emergence thermal time for the different K treatments at Aplahoué in 2004 (a) and Savalou in 2005 (b). Each point represents the mean for 60 plants. The horizontal bar indicates periods where the differences in LAI between K0 and K60 or K80 were significant at  $P < 0.05$ . Vertical bars are confidence intervals at  $\alpha = 0.05$ .

#### *Radiation use efficiency (RUE)*

The results for biomass production, cumulative radiation interception and its conversion efficiency to produce above-ground dry matter are shown in table 8. Intercepted PAR values were lower in Aplahoué-2004 than in Savalou-2005 mainly because of the smaller LAI, although interception measurements continued for 3 more days than in Aplahoué-2004. However, mean dry matter production was identical in both trials, resulting in substantially different conversion efficiencies, i.e. 1.03 g DM/MJ in Aplahoué-2004 but 0.41 g DM/MJ in Savalou-2005. K applications had a marked effect on intercepted radiation and biomass production at Savalou-2005, but no effect on conversion efficiency in both experiments (Table 8).

#### *Assimilate partitioning*

Dry matter partitioning between the different above-ground plant organs is summarized in table 9. Leaves accounted for 0.55–0.6 of the above-ground biomass at flowering onset but this gradually declined to 0.10–0.24 by the end of flowering. This decline reflected the gradual development of fruiting sites that competed with the vegetative organs of the plant for

assimilates and mineral nutrients. K applications not only affected total biomass production but also its partitioning between organs. At flowering, K-deficient plants had a smaller proportion of their biomass in stems and fruits and a higher proportion in their leaves, especially in Savalou-2005.

#### *Leaf K concentration*

Figure 18 shows the influence of cumulative thermal time and K treatment on K concentrations in cotton leaves. For each experimental site, the ranking of K concentrations in the leaves was consistent with the K fertilization regime and corresponding soil exchangeable K (Table 6). Differences between K0 and the other K treatments were statistically significant ( $P=0.05$ ) for the first five dates at Aplahoué-2004 and for all sampling dates at Savalou-2005. The peak value recorded in Aplahoué-2004 was reached 600 °Cd after emergence (30 mg/g) and was followed by a progressive decrease to 10 mg/g. The K-deficient plants followed the same general pattern, although the values were consistently lower until after 1000 °Cd. The classical shape of those curves attests to the natural dilution process as plants grow larger (Braud, 1975; Burns, 1992; Greenwood and Karpinets, 1997; Jordan-Meille and Pellerin, 2004). Unexpectedly, the curve shapes obtained in Savalou-2005 were quite different. The possible origins of this discrepancy are discussed below.

#### *Leaf cation concentration*

Figure 19 shows total inorganic cation (K, Ca, Mg and Na) concentration patterns in cotton leaves in relation to thermal time and K treatment. Molar cationic concentrations were not significantly lower in K0 plants except at Savalou-2005 before 500 °Cd, suggesting that the ionic equilibrium was partially maintained through compensation phenomena. Leaf cation concentrations fluctuated between 2 and 3 mmole/g at Savalou and 1 to 2 mmole/g at Savalou.

### **Discussion**

#### *Comparison of experimental sites*

The experimental sites used for the present study were chosen to be representative of agricultural conditions in West Africa, especially in southern Benin where crops are not irrigated. Both sites (Aplahoué-2004 and Savalou-2005) were characterized by poor rainfall during the experimental period; similar dry periods occur on average once every 5 years. These dry conditions probably impacted on the results obtained, as indicated by the low LAI values for



Table 10 : Summary of the specific effects of K deficiency on rain-fed cotton crops at Aplahoué in 2004 and Savalou in 2005. Figures are the ratios calculated for each variable between the K deficient treatment and the control (K0/K80 and K0/K60 for Aplahoué-2004 and Savalou-2005, respectively).

Ratios (K0 / K control)	Aplahoué-2004	Savalou-2005
Leaf [K] maximum difference	0.5 H.S.	0.5 H.S.
[Total cations] maximum difference	0.2 N.S.	0.45 S.
Rate of vegetative development	0.0 N.S.	0.0 N.S.
Mean leaf size	0.9 S.	0.9 H.S.
Leaf number maximum difference	0.75 S.	0.65 S.
Leaf senescence	N.A.	0
LAI	0.7	0.4 S.
RUE	0.89 N.S.	1.02 N.S.
Proportion of leaves in total DM at the end of flowering	1.48 S.	1.09 N.S.

N.S.: non-significant ( $P>0.05$ ); S.: significant ( $0.01<P<0.05$ ); V.S.: very significant ( $0.001<P<0.01$ ) H.S.: highly significant ( $P<0.001$ ); N.A.: data not available; LAI = leaf area index; RUE= radiation use efficiency

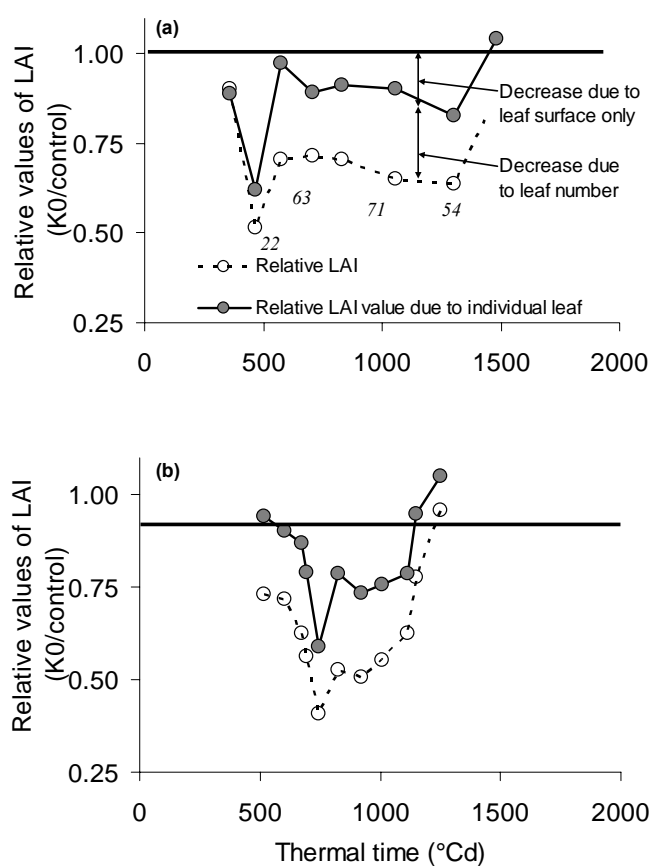


Figure 17 : Relationship between the relative LAI and thermal time at Aplahoué in 2004 (a) and Savalou in 2005 (b). The lower curve (dotted line) represents the relative LAI (LAI K0 / LAI control) which estimates the LAI reduction due to the reduced size of individual leaves and the reduced number of leaves. The upper curve represents the relative LAI of a K0 treatment that would have the same number of leaves as the control (LAI K0 calc/ LAI control). This curve estimates reduction in LAI due to the reduced size of individual leaves only. The numbers in italics represent the percentage of the total reduction of the LAI that is accounted for by the lower number of leaves.

the control treatments, i.e. 1.3 in Aplahoué-2004 and 1.85 in Savalou-2005, compared to the much higher LAI values of well-irrigated cotton crops of 2.4 to 3.5 reported previously (Heitholt *et al.*, 1992; Hicks and Lascano, 1995 ; Pettigrew and Meredith, 1997). Moreover, the RUE values in the present study were lower than those reported under irrigated conditions, e.g. Rosenthal & Gerik (1991) reported RUE values for different cotton cultivars ranging from 1.2 to 1.66 g DM/MJ under irrigated conditions. The present results are closer to those reported by Lacape (1998), who obtained RUE values based on intercepted radiation ranging from 0.8 to 1.5 g DM/MJ for a closely related cotton variety (Stam F) under similar rainfall conditions.

The two experimental sites were characterized by differences in soil, climate and agricultural practices, which may have impacted on the growth of cotton crops and their response to K treatments (Fig. 12, Table 6 and Table 10). Plant development (node number, position of the first fruiting branch and number of vegetative branches) was similar at both sites (Table 7). In the control K treatments, the lower cation concentrations observed in cotton leaves in Savalou-2005 compared to Aplahoué-2004 (Figs. 18 and 19) cannot be explained by the availability of K and other cations in the soil (Table 6). They may be the consequence of the very poor rainfall conditions experienced during 2005 in Savalou and the consequent effects on soil water content (Fig. 12), transpiration and transport of ions to roots by mass flow. The possible effect on water supplies may also explain the contrasting shape of the relationships between K concentration in leaves and thermal time between sites (Fig. 18). In the control treatments, the smaller number of leaves and area of individual leaves at Savalou-2005 compared to Aplahoué-2004 may have been the consequence of the greater plant density (Constable, 1986). Differences in the number of leaves cannot be explained by differences in the rate of plant development or the numbers of vegetative branches, as these were comparable for both sites (Table 7) and may have been the consequence of the lower plant density in Aplahoué-2004 (Table 6). Buxton *et al.* (1977) showed that the indeterminate nature of development in cotton led to an increase in leaf and node numbers per branch in low density crops. The drier climatic conditions experienced at Savalou-2005 may also have contributed to the reduced leaf number and area of individual leaves. The higher LAI and lower RUE observed in the treatments well-supplied with K in Savalou-2005 compared to Aplahoué-2004 are likely to be due to the higher plant density, with a possible additional negative effect of drought on RUE at Savalou-2005.

#### *Influence of K supplie on the growth characteristics of rain-fed cotton crops*

Despite the differences between experimental sites, the growth variables affected by K deficiency were comparable at both sites (Table 10). On the main stem, it seems that the number and position of fruiting branches were not modified. The main significant difference concerned final plant height, which was greatly reduced in the K0 treatment. The lower height (Table 7) resulted solely from reduced inter-node length as node development was not modified. The numbers of vegetative branches and above-ground DM/m<sup>2</sup> were also significantly reduced by K deficiency at both sites (Table 7 and Table 8). The onset of flowering was delayed by 6 days in the K-deficient treatments at Savalou-2005 (Table 7), which was not due to changes in main stem node emergence rates (Table 7) but could be explained mainly by the abundant shedding of flower buds in deficient plants (data not shown). Biomass partitioning between the above-ground organs was modified, i.e. the K0 treatments plots had a larger proportion of dry matter in the leaves (Table 9). The changes in carbon partitioning are in accordance with previous results that showed low assimilate export (Cakmak *et al.*, 1994a) and low sink activity (Kanai *et al.*, 2007) in K-deficient plants. The number of leaves, average area of individual leaves and leaf area index were significantly lower in the K0 treatment (Figs. 13, 14, 15 and 16). The effect of K deficiency on LAI in cotton is consistent with previous reports (Xi and Lihua, 1989; Pettigrew and Meredith, 1997; Zhao *et al.*, 2001). K concentrations in the leaves of deficient plants in the

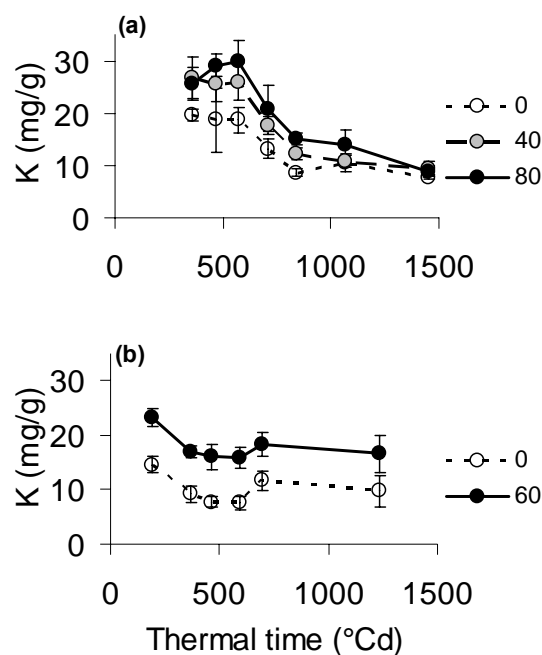


Figure 18 : Leaf potassium concentrations for different K treatments in the Aplahoué-2004 (a) and Savalou-2005 (b) experiments. K was applied to the soil at 130 °Cd post-emergence. K was determined for whole plant leaves and expressed on a dry weight basis. Vertical bars are confidence intervals at alpha 0.05.

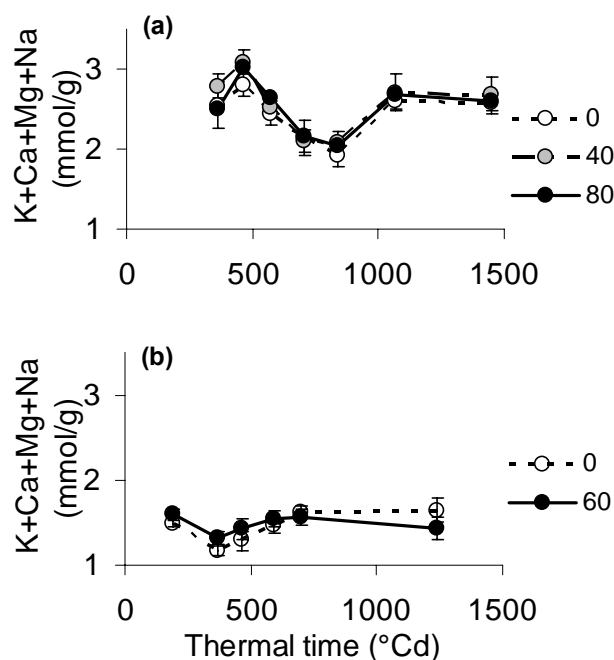


Figure 19 : Leaf cation concentrations for different K treatments in the Aplahoué-2004 (a) and Savalou-2005 (b) experiments. K was applied to the soil at 130 °Cd post-emergence. Cation concentrations were expressed on a leaf dry weight basis. Vertical bars are confidence intervals at alpha 0.05.

present study were below the critical value for leaf area expansion (16.8 mg/g) reported by Reddy & Zhao (2005). In the K0 treatment, K concentration in leaves was below this threshold during the whole growing period in Savalou-2005 and from 600 °Cd in Aplahoué-2004 (Fig. 18).

Effects of abiotic stress factors on LAI may result from differences in leaf number, individual leaf size and/or leaf senescence. Under the present experimental conditions, senescence is unlikely to explain the difference in LAI as this did not differ significantly between K treatments at Savalou-2005. The lower LAI in K0 was therefore the consequence of the reduced number of leaves (Fig. 13) and their smaller individual area (Figs. 14 and 15). To illustrate the relative contribution of each effect on LAI, figure 17 shows (i) the observed relative LAI for each sampling date ( $\text{LAI K0} / \text{LAI control}$ ), and (ii) the calculated relative LAI if plants in the K0 treatment had the same number of leaves as those in the control treatment ( $(\text{LAI K0} / \text{LAI control}) \times (\text{number of leaves in control} / \text{number of leaves in K0})$ ). The first calculation measures the reduction in LAI due to the reduced number of leaves and their decreased size, whereas the second estimates the extent of the LAI reduction resulting from the reduced size of the leaves. It appears that the reduction in LAI was mainly accounted for by the decreased leaf number in Aplahoué-2004, whereas the contribution of both processes was similar in Savalou-2005.

#### *Growth variables not affected by plant K status*

In the present study, variables that were not affected by K deficiency were foliar inorganic cation molarity, mainstem node development, position of the first fruiting branch, senescence and RUE. Ionic equilibrium in leaves was partially maintained through compensation phenomena by Mg and Ca. The initial concentration of Na and its increase were almost negligible. Such compensation phenomena are commonly observed in plants enduring K deficiency (Pujos and Morard, 1997) and are often suggested to be a response to maintain their internal osmotic potential. However, it must be remembered that cation concentrations were measured at the whole organ scale (leaves) in the present study, which is not fully appropriate to test the osmotic compensation hypothesis.

The lack of effect of K deficiency on senescence may be surprising, since leaf chlorosis is often reported as a visible symptom of K deficiency. This chlorosis has been suggested to be related to photosynthetic activity. In K-deficient leaves, the concentration of  $\text{H}_2\text{O}_2$  scavenging enzymes is low. Toxic  $\text{O}_2$  molecules produced by photosynthesis thus accumulate in leaves and damage chloroplast components, particularly chlorophyll (Cakmak, 1994). This phenomenon may not have been expressed under the dry conditions in the present study because photosynthesis may have been limited by stomatal closure.

The lack of effect of K deficiency on RUE, even though LAI was significantly reduced, is consistent with previous findings, which have shown that critical K concentrations for leaf area expansion are higher than those for photosynthesis per unit leaf area (Reddy & Zhao 2005). The present RUE results may be surprising as some authors have shown that, during mild K deficiency, photosynthesis was affected as soon as growth variables were (Bednarz *et al.*, 1998; Pervez *et al.*, 2004). Two points should be considered: firstly, Bednarz *et al.* (1998) and Pervez *et al.* (2004) determined canopy photosynthesis rather than photosynthesis per unit area. Secondly, RUE is not solely linked to the rate of  $\text{CO}_2$  exchange at light saturation (Monteith and Moss, 1977; Black and Ong, 2000) but also to factors affecting biomass accumulation (Arkebauer *et al.*, 1994), particularly because K-deficient plants may appear to allocate fewer resources to roots (Ericsson, 1995) when RUE is calculated on the basis of shoot dry matter. Reddy & Zhao (2005) observed that cotton plants grown under greenhouse conditions exhibited decreases in chlorophyll concentration and reduced photosynthetic rate per unit leaf area when leaf K concentrations dropped below 12 mg/g. No significant effect of K deficiency on RUE was

observed under the present experimental conditions, although K concentration in the K0 treatment fell below this threshold (Fig. 18). Perhaps because RUE is an integrative variable, the slight effect of K treatment on photosynthesis per unit leaf area may not be reflected by RUE. Moreover, experimental conditions differed greatly between study sites and water stress may have hidden possible effects of K deficiency on photosynthesis via stomatal closure.

#### *Consequences for modelling and agricultural practices*

The present findings suggest that the reduced biomass accumulation of rain-fed cotton under moderate K deficiency is almost fully accounted for by the effect of K supplies on leaf area index and consequent effects on light interception. This observation suggests that modelling the effects of K deficiency on biomass production should focus solely on the reduction of leaf area and modifications of carbon partitioning. At the crop level and under moderate K deficiency, it does not seem necessary to take the effects of K deficiency on RUE into account.

In terms of practical application, in such climatic and soil conditions, it might be advisable to increase planting density or to use late flowering varieties to increase LAI and root access to soil K resources.

---

## **Effect of carbon assimilation on dry weight production and partitioning during vegetative growth of K-deficient cotton (*Gossypium hirsutum* L.) plants**

---

**E. Gérardaux  
E. Saur  
J. Constantin  
A. Porté  
L. Jordan-Meille**

Publié dans la revue Plant and Soil (version en ligne avant publication)

Dans le chapitre précédent, nos résultats ont montré que la surface foliaire était le principal facteur affecté par la carence en potassium et que l'efficacité de conversion de la lumière interceptée n'était pas significativement affectée. Mais, d'un côté, les conditions de culture étaient particulièrement limitantes en eau ce qui a pu masquer un effet dépressif de la carence en potassium sur l'assimilation carbonée, et de l'autre, nos mesures n'ont pas porté sur la biomasse racinaire qui peut avoir été plus affectée que le reste de la plante. Aussi ce chapitre qui a fait l'objet d'un article publié dans *Plant and Soil* explore les modifications de l'assimilation carbonée, de la production et de la répartition de biomasse sèche de plants de cotonniers carencés en potassium. Il cherche à modéliser l'assimilation carbonée et la répartition des assimilats de plants de cotonniers en fonction des niveaux de carence en potassium.

## ***Résumé en français***

### *Introduction*

Le cotonnier est une plante très sensible à l'alimentation potassique. Dans le monde entier, les symptômes de déficience sont signalés et en recrudescence. Parmi les causes possibles des baisses de rendement et de la qualité des fibres observées, les effets de la carence en K sur le fonctionnement photosynthétique sont souvent cités, sans toutefois discriminer nettement ce qui relève d'une part du fonctionnement stomatique, connu pour être affecté en cas de carence en K, de ce qui relève des processus biochimiques d'autre part. En outre, le potassium est impliqué, sur le plan théorique, dans des processus de transport des assimilats carbonés vers les zones apicales, et est également directement responsable de l'élongation cellulaire dans ces zones.

L'objectif de ce travail est d'étudier les modifications de l'assimilation carbonée provoquée par une carence en potassium et de les intégrer dans un modèle de répartition des assimilats et de production de biomasse. Ceci permettra d'évaluer le rôle relatif de la réduction de photosynthèse dans la réduction totale de biomasse observée dans des plants carencés.

### *Matériels et méthodes*

Un essai en hydroponie a été installé sous serre à Bordeaux. Quatre niveaux de fertilisation potassique (3, 0.3, 0.07, 0.02 mM, notés par la suite respectivement K0, K1, K2 et K3 ) ont constitué les traitements de l'essai. Le potassium a été ajouté à des solutions nutritives complètes en ce qui concerne les autres éléments minéraux. Chaque traitement a été répété 5 fois. La température a été fixée à 25 /20°C jours et nuits et l'humidité à 65%.

Les mesures de potentiel hydrique  $\Psi_h$  ont été réalisées avec la chambre de Scholander. Le potentiel osmotique ( $\Psi_o$ ) a été mesuré avec un osmomètre Roebling. Le potentiel de turgescence ( $\Psi_t$ ) a été déduit des deux potentiels précédents par la relation :  $\Psi_h = \Psi_o + \Psi_t$ .

Les courbes de réponse de l'assimilation carbonée à des doses décroissantes de lumière et de CO<sub>2</sub> ont été mesurées à l'aide d'un analyseur de gaz (Licor 6400) sur la première feuille entièrement déployée. Un suivi de l'assimilation carbonée en conditions naturelle au cours d'une journée, toute les deux heures, a été aussi réalisé.

Les analyses de cations (K, Ca, Mg, Na) ont été faites sur la totalité de la matière sèche foliaire après dessiccation et calcination. Les sucres (glucose, fructose et saccharose) ont été mesurés par méthode enzymatique sur un disque foliaire prélevé sur la première feuille entièrement déployée ainsi que sur des apex racinaires.

Les paramètres du modèle photosynthétique de Farquhar ont été déterminés à partir des courbes de réponse à la lumière et au CO<sub>2</sub>. La production de biomasse a été modélisée selon une

approche classique (modèles de type EPIC, CERES) de production et de répartition de carbone utilisant la masse spécifique des feuilles pour produire la surface foliaire quotidienne.

### *Résultats majeurs*

Les 4 traitements offrent une large gamme de teneur en K foliaire: à 50 jours après émergence K0, K1, K2 et K3 ont une teneur en K foliaire respectivement de 0,8 1,1, 2,3 et 4,2% de la matière sèche totale.

La matière sèche totale est fortement réduite pour les K0 elle est de 22,7 g plant<sup>-1</sup> alors qu'elle est de 51,8, 59,8 et 64,8 g plant<sup>-1</sup> pour K1, K2 et K3. Le poids spécifique des feuilles est lui aussi modifié, il augmente dans les traitements carencés K0 et K1. Une moindre biomasse associée à un poids spécifique plus élevé a pour conséquence une forte réduction de la surface foliaire dans les traitements carencés en potassium.

L'assimilation carbonée est réduite mais uniquement pour le traitement le plus carencé. Cette réduction provient d'une part d'une moindre ouverture stomatique mais aussi d'une vitesse maximum de carboxylation ( $V_{cmax}$ ) réduite.

L'augmentation spectaculaire de la concentration en sucres solubles dans les feuilles est chronologiquement le premier dysfonctionnement observé. Il est significativement différent dès 20 jours après la levée alors qu'aucune autre différence à l'exception des teneurs en potassium foliaire n'est notable entre les plants. En revanche, le statut hydrique n'est pas significativement affecté par les traitements.

La modélisation de la production de biomasse du plant à partir des résultats obtenus sur l'assimilation montre que la réduction de photosynthèse ne rend pas compte de toutes les modifications de biomasse observée. En particulier pour les plants modérément carencés. La prise en compte des effets sur les règles d'allocations des assimilats et sur l'augmentation du poids spécifique des feuilles améliore la qualité de la simulation.

Nos résultats montrent que le transport de sucres dans la plante est le principal phénomène perturbé par la carence en potassium. Les autres effets peuvent n'être que des conséquences d'une restriction des transports de sucres.



## Introduction

Cotton is particularly sensitive to potassium (K) deficiency, much more than other crops (Cassman *et al.*, 1989), with strong impacts on fibre yield and quality (Kerby and Adams, 1985; Zhao *et al.*, 2001). An increasing incidence of K deficiency in cotton crops in intensive cropping conditions around the world, such as in USA or Australia, is associated with the introduction of fast fruiting, high yielding cotton cultivars that have a greater demand for K during fructification (Pettigrew, 1999; Wright, 1999; Camberato and Jones, 2005). In the cotton production areas of sub-Saharan Africa, decreases in soil organic matter and low levels of K fertilization have led to an increase in K deficiency (Pieri, 1989; Poss *et al.*, 1997).

Plant cells have a high requirement for K for photosynthesis, enzyme activation, protein synthesis, regulation of cell turgor, and ion homeostasis (Marschner, 1995). However, K deficiency may not disturb these processes at the same time or K content, since they do not take place in the same parts of the cells (Leigh and Wyn Jones, 1984). Some of these processes take place in the cytoplasm (like protein synthesis) and others in the vacuole (like turgor). Compensation phenomena of K-deficiency may also be efficient for some processes like turgor (Leigh and Wyn Jones, 1984; Bednarz and Oosterhuis, 1998) and inefficient for others like photosynthesis or protein synthesis. From the precedent statements it appears that when K content starts to drop in a plant some physiological dysfunctions may appear immediately while others may appear later.

A reduction in leaf growth has been commonly reported for moderately K-deficient plants of wheat (Rama, 1986), soybean (Itoh *et al.*, 1987) and cotton (Xi and Lihua, 1989; Pettigrew and Meredith, 1997; Reddy *et al.*, 2000; Zhao *et al.*, 2001). The relative decrease in leaf area has been mainly associated with a reduction in the rate of leaf elongation (Jordan-Meille and Pellerin, 2004). The physiological cause of this reduction, however, is still subject of controversy. Some authors attribute leaf area reduction to limited cell expansion caused by a decrease in the osmotic regulation of the plant water status by K (Leigh and Wyn Jones, 1984; Mengel and Kirkby, 2001; Benlloch-González *et al.*, 2008). Others highlight the role of K in phloem transport of sugars from source leaves to sink organs (roots, fruits and apical buds) (Huber, 1985; Cakmak *et al.*, 1994a), which may reduce leaf growth potential without affecting photosynthesis at the source (Mengel and Viro, 1974).

During acute deficiency whereby the concentration of K in plant leaves is less than 20 mg g<sup>-1</sup> of dry weight (DW) or 25 mM (Leigh and Wyn Jones, 1984; Bednarz and Oosterhuis, 1999; Reddy *et al.*, 2000), DW production is drastically reduced and exceeds what we could expect from a reduction in sunlight interception caused by a smaller leaf area. DW reduction may be the consequence of a reduction in photosynthesis per leaf unit area (Bednarz and Oosterhuis, 1999; Zhao *et al.*, 2001; Jordan-Meille and Pellerin, 2008; Pettigrew, 2008). Three major causes of a reduction of photosynthesis under K deficiency have been implicated: (i) reduced stomatal and mesophyll conductance (Terry and Ulrich, 1973; Longstreth and Nobel, 1980; Pervez *et al.*, 2004); (ii) a negative feedback on CO<sub>2</sub> assimilation rates induced by the accumulation of soluble sugars (Bednarz *et al.*, 1998; Roitsch, 1999) which can impact negatively on the activity of the enzyme Rubisco (Farquhar *et al.*, 1980); (iii) impaired counterbalancing by K<sup>+</sup> of H<sup>+</sup> accumulation during electron transport across the thylakoid membrane (Mengel, 1984; Tester and Blatt, 1989; Weng *et al.*, 2007). The photosynthetic model proposed by Farquhar (1982) is appropriate to quantify among these three mechanisms which ones are affected by K-deficiency.

It is yet unclear whether photosynthate translocation or insufficient osmotic pressure is the key mechanism affecting plant physiology (photosynthesis, leaf area expansion, DW partitioning) under moderate and acute K deficiency. Recently, different hexoses and sucrose have been recognised as important signal molecules in source-sink regulation (Roitsch and Gonzales, 2004). This strengthens “sucrose translocation” as the main dysfunction under K

deficiency and led to the suggestion it is necessary to re-examine the source–sink relationship of the plant under the influence of the stress.

The objectives of this study were to investigate changes in carbon assimilation associated with different levels of K deficiency such as stomatal conductance, photosynthesis or biochemistry and to relate them to associated impacts at plant scale such as radiation use efficiency (Sinclair and Muchow, 1999b), DW production and resource partitioning.

## ***Materials and Methods***

### *Plants*

The H 279-1 cotton (*Gossypium hirsutum* L.) cultivar was pre-germinated and transplanted in hydroponic pots 2 days after emergence on March 9<sup>th</sup> 2006 in a glasshouse at the INRA Domaine de la Grande Ferrade (44° 50' N, 0° 34' W, Bordeaux, France). Seedlings were thinned to one per pot. Overall, there were sixty 24 l randomly arranged polyvinyl chloride (PVC) pots. The nutrient solutions were changed weekly and the pH corrected to a value of 6.5. The growth chamber was programmed at 25 °C/20 °C (day/night) and 65% relative humidity. Plants were grown under natural light conditions. Pots were filled with deionized water and the nutrient solution composed of 14 mM NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, 2 mM NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, 4 mM Ca<sup>2+</sup>, 2 mM PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>, 2 mM SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, 2 mM Mg<sup>2+</sup>, 1 mM Fe<sup>3+</sup>, 48 µM H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub>, 7.3 µM Cl<sup>-</sup>, 3.7 µM Mn<sup>2+</sup>, 0.77 µM Zn<sup>2+</sup>, 0.32 µM Cu<sup>2+</sup> and 0.12 µM MoO<sub>3</sub>.

Four K levels in nutrient solution were tested: a control (K3) with 3 mM of K, and three levels of K deficiency, i.e. K2, K1 and K0 with 0.3, 0.07 and 0.02 mM of KCl, respectively. The 4 concentrations were chosen as they gave a wide range of leaf K contents in a previous experiment. The experimental design was randomized with each experimental treatment repeated 5 times. Plants were harvested at 20, 40 and 50 days after emergence (DAE). Plant DW components were dried during 48 h at 80 °C.

### *Measurements*

Air temperature and humidity were measured using two sensors (HMP35C Sensor Vaisala, Helsinki, Finland) positioned on top of a 1.5 m high pole located in the centre of the experimental design. Light intensity was monitored using four PAR sensors (SP1110 pyranometers). Data was collected using a data logger (21X, Campbell Scientific, UK) every 5 min and averaged on an hourly basis.

### *Water relation measurements*

The leaf water potential was measured with the “Scholander-bomb” (Scholander et al., 1965). Osmolarity was determined in leaf disk samples by freezing point depression (Roebeling osmometer, LH Roebeling, Berlin, Germany). The pressure potential (turgor)  $\Psi_p$  was calculated from values obtained for the osmotic potential  $\Psi_s$  and the water potential  $\Psi$  according to the following equation (Hsiao, 1973):  $\Psi = \Psi_s + \Psi_p$ .

### *Photosynthetic rates*

Carbon assimilation was measured on the first fully expanded leaves 20, 40 and 50 DAE. At these ages, plants were in the vegetative exponential growth phase. Gas exchange

measurements were conducted with a LICOR 6400 (LI-6400; LICOR Inc., NE, USA) with the air temperature and relative humidity inside the leaf chamber controlled at 25 °C and 60 %, respectively. The photosynthetic rate response to leaf internal partial pressure of CO<sub>2</sub> (Ci) was obtained by decreasing the ambient CO<sub>2</sub> (Ca) concentration from 400, 200, 100 and 50 ppm. Incident photosynthetic active radiation (PAR) level was maintained at a high level of 3000  $\mu\text{mol PAR m}^{-2}\text{s}^{-1}$  to have non limiting light condition. The light response curves were obtained at 400 ppm of CO<sub>2</sub> and by decreasing incident light intensities. Range of light intensity was 2000, 1250, 800, 400, 200, 100 and 0 at the first date (20 DAE) and 3000, 1500, 800, 400 200, 100 and 0  $\mu\text{mol PAR m}^{-2}\text{s}^{-1}$  at latest dates (40 and 50 DAE). Maximum light intensity was modified between 20 DAE and the other dates when we realized that cotton had not reached saturation at 2000  $\mu\text{mol PAR m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Photosynthesis was measured around 5mn after each change in Ca or PAR when a steady state was reached. Ci/Ca, the relative CO<sub>2</sub> partial pressure between external and internal stomatal chambers was calculated at the three dates for 400 ppm of ambient CO<sub>2</sub> and 3000  $\mu\text{mol PAR m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

#### *Daily gas exchange survey*

At 50 DAE, the leaves' gas exchange under "natural" conditions was measured every 2 h throughout a day using a LICOR 6400. According to the natural light conditions, light intensities were settled at 300, 600, 1500, 800 and 300  $\mu\text{mol PAR m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectively at 10, 12, 14, 16 and 18 h. Even though these values are low, they reflect greenhouse light conditions and certainly some shading by the structure.

#### *Cations analysis*

K, Ca, Mg and Na content were determined from plant material in the following way: dried material was milled to pass a 1 mm sieve. It was then ashed at 550°C. The ashes were then digested in a 1 M nitric acid which was boiled off. The residue was taken up in hot 0.5 M nitric acid and the volume cooled down. The cations were determined by atomic emission or absorption.

#### *Sugar analysis*

Soluble sugars (glucose, fructose and sucrose) from leaf disks and root apices were extracted in boiling 80% ethanol for 15 min. The extraction was repeated a second time in ethanol and a third time with water (Moing et al., 1992). All extracts were evaporated to dryness and frozen until analysis. Soluble sugar concentrations were then measured by the microtitre plate-adapted enzymatic according to Kunst *et al.* (1984). All samples and standards were determined as the mean value of two replicates assay wells. End-point determination for the three soluble sugars was based on the reduction of NAD to NADH. First step was glucose determination by phosphorylation of glucose to G6P and NAD and to 6PGlcU and NADH as the final step of the reaction sequence. The last sequence was quantified by spectrophotometric method. The second step was fructose determination by enzymatic transformation of fructose to glucose and the previously described conversion of G6P. As fructose assay is accomplished in the same well as glucose assay, they are temporally separated, and fructose is determined by subtraction of glucose prior to isomerisation from total glucose at the end of the assay. Sucrose determination was based on the cleavage of sucrose into glucose and fructose by sucrose phosphorylase. Fructose was then converted into glucose, as previously described and total glucose was measured by the spectrophotometric method on a Microplate reader (ELx 800 uv,

BIO-TEK Instruments, Winooski, USA) . Sucrose was determined by subtraction of glucose and fructose prior to sucrose phosphorylation from the total glucose at the end of the assay.

### *Calculating*

- Plant leaf area (PLA) was calculated as follows: the sum of individual leaf sizes.
- photosynthetic active radiation intercepted (PAR<sub>i</sub>) was calculated as follows: 0.48 \* total radiation \* PLA. Since there was little self-shading as our experiment involved only plants in the early vegetative stage, light interception was linearly related to PLA. Value of 0.48 is the ratio of PAR to total radiation.
- Radiation use efficiency (RUE) was calculated as follows: total dry biomass divided by the cumulated PAR<sub>i</sub>.

### *Modelling photosynthesis*

Photosynthesis can be biochemically limited by one of two basic mechanisms: the Rubisco activity and the rate of RuBP regeneration which can be determined by looking at electron transport capacity ( $J_{\max}$ ) (Lawlor, 2002). To determine which of these mechanisms were affected by K deficiency, we used the model of Farquhar (1980), based on the use of A-Ci and A-PAR response curves. Response curves were used to estimate parameters of the biochemical photosynthesis model developed by Farquhar (1980) by non-linear fitting procedures (Systat 10, SPSS Inc, 2000). The maximum carboxylation rate ( $V_{\max}$ ), the apparent light efficiency of electron transport ( $\alpha$ ), dark respiration ( $R_d$ ) and the maximum rate of electron transport ( $J_{\max}$ ) were calculated according to Von Caemmerer and Farquhar (1981). Under light saturated conditions and  $C_i$  below 200 ppm, we assumed that assimilation was limited by RubisCO functioning, and at low light intensity ( $<800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), we assumed RubP regeneration became limiting.  $S$  (the concentration of photophosphorylation site) ,  $K_c$  (the turnover number of carboxylase site) and  $K_o$  (the turnover number of oxygenase site) temperature dependency were calculated according to Leuning (1990; 2002).  $V_{\max}$ ,  $J_{\max}$ ,  $\alpha$  and  $R_d$  did not have the same number of observations as  $J_{\max}$ , and  $\alpha$  were obtained by model regression with light response curves,  $V_{\max}$  with  $\text{CO}_2$  response curves and  $R_d$  from both.

### *Plant growth modelling*

To discuss the relative effects of photosynthesis and carbon allocation, a growth model was built using carbon budget formalism. This approach is commonly used for crop modelling (Cotons®, EPIC, CERES) (Tardieu et al., 1999a). It uses the specific leaf weight to calculate leaf area production of plant net photosynthesis:

$$\Delta \text{leaf area} / \Delta t = \text{net photosynthesis} * p / \text{SLW}$$

Where  $p$  is the proportion of carbon allocated to leaves the same day and SLW is the specific leaf weight. Values of  $p$  and SLW were calculated daily from the three measurement dates and decayed to negative asymptotes. One relationship was calculated for every treatment.

The complete model was built on the basis of following factors:

- Starting leaf area was the leaf area measured on the third day of the experiment and starting dry weight was the average dry seed weight.

Table 11 : Variations in K content in leaf DW ( $\text{mg g}^{-1}$ ), total cation molarity (mM) and soluble sugars content in leaf DW ( $\text{mg g}^{-1}$ ) at the three measurement dates, according to the potassium concentration in the nutrient solution. Means with the same letters are considered to be not different at  $p = 0.05$ .

Parameters	K0	K1	K2	K3	Student test
Foliar K at 20 DAE	18 (c)	31 (b)	33 (ab)	36 (a)	**
Foliar K at 40 DAE	10 (d)	18 (c)	33 (b)	43 (a)	***
Foliar K at 50 DAE	8 (d)	11 (c)	23 (b)	42 (a)	***
Total foliar cations (mM) at 50 DAE	187 (a)	198 (b)	222 (b)	269 (c)	**
Hexose at 20 DAE	12	8	7	6	*
Hexose at 40 DAE	48 (a)	22 (b)	21 (b)	17 (b)	***
Hexose at 50 DAE	45 (a)	24 (b)	8 (c)	5 (c)	***
Sucrose at 20 DAE	52	43	37	44	NS
Sucrose at 40 DAE	141 (a)	61 (b)	59 (b)	76 (b)	***
Sucrose at 50 DAE	152 (a)	73 (b)	54 (b)	52 (b)	***

Levels not connected by the same letter in the same lines are significantly different according to the Student's t test..  
 NS:  $p > 0.05$ , \*:  $0.01 < p < 0.05$ , \*\*:  $0.001 < p < 0.01$ , \*\*\*:  $p < 0.001$ .

- Light interception: It was assumed that all leaves intercept light without any leaf shading and at the same efficiency. Daily photosynthesis was thus certainly overestimated, but we considered that as our experiment lasted 50 DAE, most leaves were fully efficient and there would be little auto-shading.
- Photosynthesis was calculated hourly. Night respiration value was considered equal to observed dark respiration value. To identify the plant net assimilation rates, we used the mean response for each treatment (mean of five leaves) of assimilation to varying light intensity. These response curves were established at 20, 40 and 50 DAE.
- We supposed that, on a weight basis, cotton plants had only vegetative organs. The relative carbon content of dry weight was measured for each treatment. Simulated dry weight production was calculated as follows:  
[simulated net carbon assimilation/observed relative carbon content].

In parallel, we ran one simplified model that didn't take the SLW and the DW partitioning to leaves changes among K treatments into account (default data remained unchanged between treatments, equal to those of K3 treatment). The model adaptability was evaluated by  $R^2$  and a between simulated and observed data.  $R^2$  is the coefficient of determination of the regression formula for the model, where  $a$  is the slope of the linear regression curve between observed and predicted values. We ran the models and compared to observed data.

### *Data analysis*

An analysis of variance (ANOVA) was carried out according to the general linear model of the Statistical Analysis System (SAS Institute, Cary, NC, USA). Data means were tested using the Student-Newman-Keuls test, and significant differences were based on a 0.05 probability value.

## **Results**

### *Leaf K and other major cation contents*

The foliar K concentrations significantly differed between treatments from the first to the last measurement date (Table 11). The leaf K contents declined in the K0 and K1 treatments while K2 and K3 had more stable leaf K contents. At 20 DAE, the K0 leaf K content was 18 mg g<sup>-1</sup> of DW, which was significantly lower than in the other treatments. Then it fell to 10 and 8 mg g<sup>-1</sup> at 40 DAE and 50 DAE respectively. Obvious visible symptoms (interveinal chlorosis) of leaf K deficiency on K0 treatments appeared at around 40 DAE. From the second measurement date to the end of the experiment, the leaf K contents differed highly significantly between treatments. As expected, foliar potassium levels were very high in the K2 and K3 treatments, even at the last measurement date (23 and 42 mg g<sup>-1</sup>). K deficiency did not affect the total foliar nitrogen concentration (data not shown). Ca, Mg and Na concentrations were significantly higher in K deprived plants. Therefore, the calculated sum of cations in tissue water (K+Ca+Mg+Na), calculated on basis of the assumption that all of these cations were in a soluble form, was significantly lower in K deprived plants (Table 11). This suggests that the higher uptake of other cations (Ca, Mg, Na) by K deprived plants does not potentially offset the lack of molarity due to the lower K content.

Table 12 : Mean values for leaf area, mainstem node number, total DM, proportion of leaves in DM, root/shoot ratio, SLW, Ci/Ca, total water content and RUE according to the potassium concentration in the nutrient solution.

<b>parameter</b>	<b>K0</b>	<b>K1</b>	<b>K2</b>	<b>K3</b>	<b>Student test (p&lt;0.05)</b>
Leaf area (cm <sup>2</sup> ) at 20 DAE	220	194	249	226	<b>NS</b>
Leaf area (cm <sup>2</sup> ) at 40 DAE	1561 (a)	2402 (b)	3031 (c)	3211 (c)	<b>**</b>
Leaf area (cm <sup>2</sup> ) at 50 DAE	2304 (a)	4825 (b)	5656 (bc)	6055 (c)	<b>**</b>
Mainstem node number at 50 DAE	9.67	10.67	10.25	10.33	<b>NS</b>
Total DW (g plant <sup>-1</sup> ) at 20 DAE	1.15	0.81	1.27	1.23	<b>NS</b>
Total DW (g plant <sup>-1</sup> ) at 40 DAE	13.03 (a)	20.59 (b)	27.21 (c)	30.51 (c)	<b>***</b>
Total DW (g plant <sup>-1</sup> ) at 50 DAE	22.7 (a)	51.8 (b)	59.8 (b)	64.8 (b)	<b>***</b>
Leaves in DW (%) at 20 DAE	60.9 (a)	60.83 (a)	59.23 (a)	54.94 (b)	<b>*</b>
Leaves in DW (%) at 40 DAE	54.1 (a)	46.9 (b)	43.1 (c)	41.7 (c)	<b>***</b>
Leaves in DW (%) at 50 DAE	54.9 (a)	43.5 (b)	40.7 (c)	38.5 (c)	<b>***</b>
Root/shoot at 20 DAE	0.17	0.14	0.15	0.19	<b>NS</b>
Root/shoot at 40 DAE	0.19 (a)	0.26 (b)	0.25 (b)	0.25 (b)	<b>*</b>
Root/shoot at 50 DAE	0.17 (a)	0.23 (b)	0.22 (b)	0.22 (b)	<b>*</b>
SLW (mg cm <sup>-2</sup> ) at 20 DAE	3.20	2.65	3.01	2.99	<b>NS</b>
SLW (mg cm <sup>-2</sup> ) at 40 DAE	4.52 (a)	4.02 (b)	3.78 (b)	3.98 (b)	<b>*</b>
SLW (mg cm <sup>-2</sup> ) at 50 DAE	5.39 (a)	4.66 (b)	4.28 (c)	4.14 (c)	<b>*</b>
Ci/Ca at 20 DAE	0.71	0.80	0.76	0.76	<b>NS</b>
Ci/Ca at 40 DAE	0.67	0.71	0.73	0.75	<b>NS</b>
Ci/Ca at 50 DAE	0.82	0.74	0.56	0.67	<b>NS</b>
RUE in g DW MJ <sup>-1</sup> PAR at 50 DAE	1.97 (a)	2.65 (b)	2.69 (b)	2.74 (b)	<b>**</b>

Levels not connected by the same letter in the same lines are significantly different according to the Student's t test..  
 NS: p>0.05, \*: 0.01<p<0.05, \*\*: 0.001<p<0.01, \*\*\*: p<0.001.

*Effects of K-deficiency on the main growth parameters: DW, C allocation, SLW, leaf area and RUE*

At 50 DAE, plant development, estimated as the number of nodes on the main stem, was not different between treatments (Table 12). The DW values were 51.8, 59.8 and 64.8 g per plant for the K1, K2 and K3 treatments, respectively. In contrast, average weight from K0 treatment was 22.7 g per plant, i.e. less than half the biomass produced in the other treatments. Detrimental effects started to be significant at 40 DAE. In addition, dry weight allocation was modified for the highest K deficiency treatments. The root/shoot ratio for the K0 treatment remained at a constant value of  $0.17 \pm 0.02$ , whereas it increased with time up to  $0.25 \pm 0.01$  for treatments K1 to K3. This was mainly due to the higher contribution of leaves in the total DW (Table 12). In addition to this modification, K0 treatment plants had significantly higher SLW values from the second measurement date and the differences between treatments increased with time (Table 12): SLW ranged from  $5.39 \text{ mg cm}^{-2}$  to  $4.14 \text{ mg cm}^{-2}$  for K0 and K3, respectively, at the end of the experiment. As a result of the reduced DW and increased SLW induced by the K deficiency, leaf areas were significantly different between treatments at the last sampling date, increasing with greater K availability. Finally, RUE, calculated as the ratio between total dry weight and cumulated intercepted PAR between emergence and the last sampling date, was significantly lower for the K0 treatment plants ( $1.97 \text{ g DW MJ}^{-1}$ ), compared to the three other treatments, with mean values ranging from 2.65 to  $2.74 \text{ g DW MJ}^{-1}$ .

*Effect of K-deficiency on leaf and apex soluble sugar content*

The sucrose concentration of matures leaves accounted for most of the soluble sugar in each treatment. In the K0 treatment plants the sucrose concentration was significantly higher at 40 and 50 DAE, i.e. even surpassing 15% of the leaf DW at the last sampling date. This content at the latest date is very high compared with the leaf DW content of the K1, K2 and K3 treatment which ranked from 52 to  $73 \text{ mg g}^{-1}$  of the leaf DW (Table 11). Note that the sucrose concentration drastically increased (Figure 20) when the K concentration dropped below  $15 \text{ mg g}^{-1}$  (100 mM) at 40 and 50 DAE.

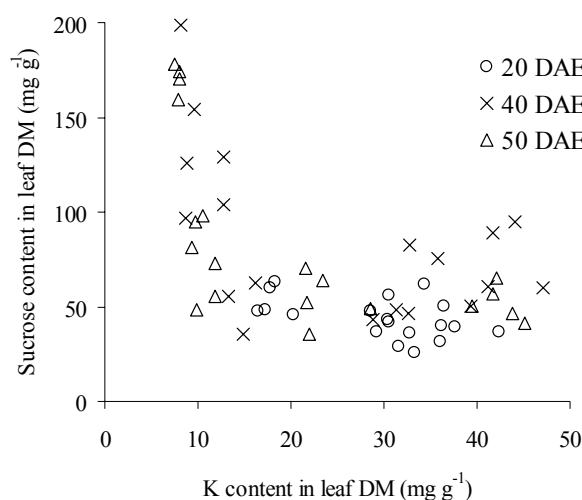


Figure 20: Relationship between sucrose and potassium concentrations in the first expanded leaves at 20, 40 and 50 DAE.



The same trend was noted for hexose concentration, which was also significantly higher in the leaves of the K0 treatment plants at all dates. Unlike mature leaves, the shoot and root apices of the K0 treatment plants had lower hexose content than all the other treatments (relative content less than 50%; data not shown). In order to have sufficient material for sugar analysis, we had to put together mix the apices from the 5 plants in each treatment. Thus the results cannot be statistically supported due to the lack of replications.

### *Effects of potassium on plant-water relations*

For treatments K1 to K3, the plant water content measured at the whole plant scale decreased linearly during the experiment from 92 to 88%. The water content of the K0 treatment plants followed the same trend, although the values were significantly 1% lower (Table 12). However, when only leaves are taken into account, difference between treatments is no longer existent (Table 12). Measurements obtained on the first fully expanded leaves showed that K deficiency had slight but positive effects on turgor, as deduced from the water and osmotic potential measurements (Figure 21).

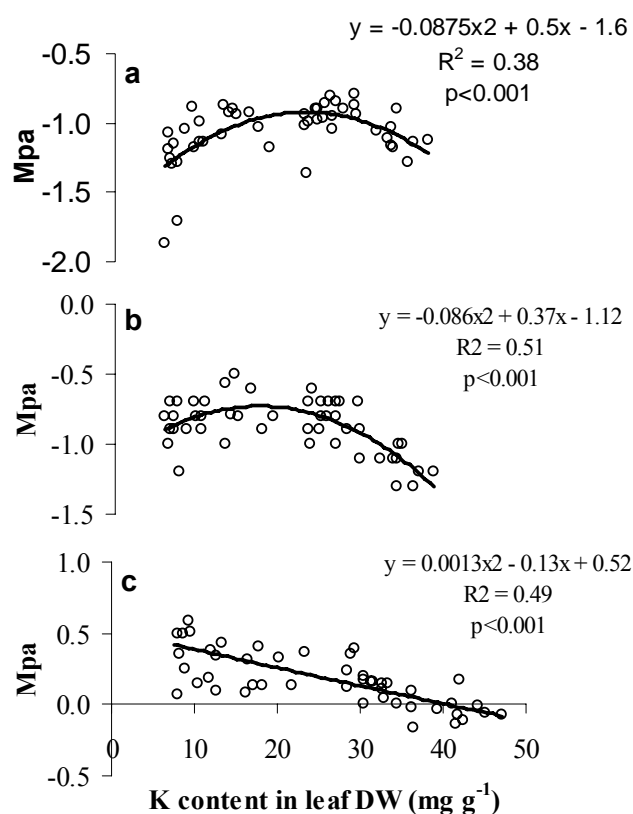


Figure 21: Leaf osmotic (a), water (b) and turgor (c) pressures as a function of leaf K content. Data, quadratic regression model, regression coefficient and sign. test. Measurements were performed at 20, 40 and 50 DAE.

For instance, the water potential ranged from -0.6 to -1.4 MPa and lowest values were shown by leaves with a higher K content. The osmotic potential ranged from -1.8 to -0.9 MPa. The maximum value of -0.9 MPa was obtained with a leaf K content of 15 to 30 mg g<sup>-1</sup>, whereas leaves with higher and lower K contents had osmotic potentials ranging from -1 to -1.8 MPa respectively.

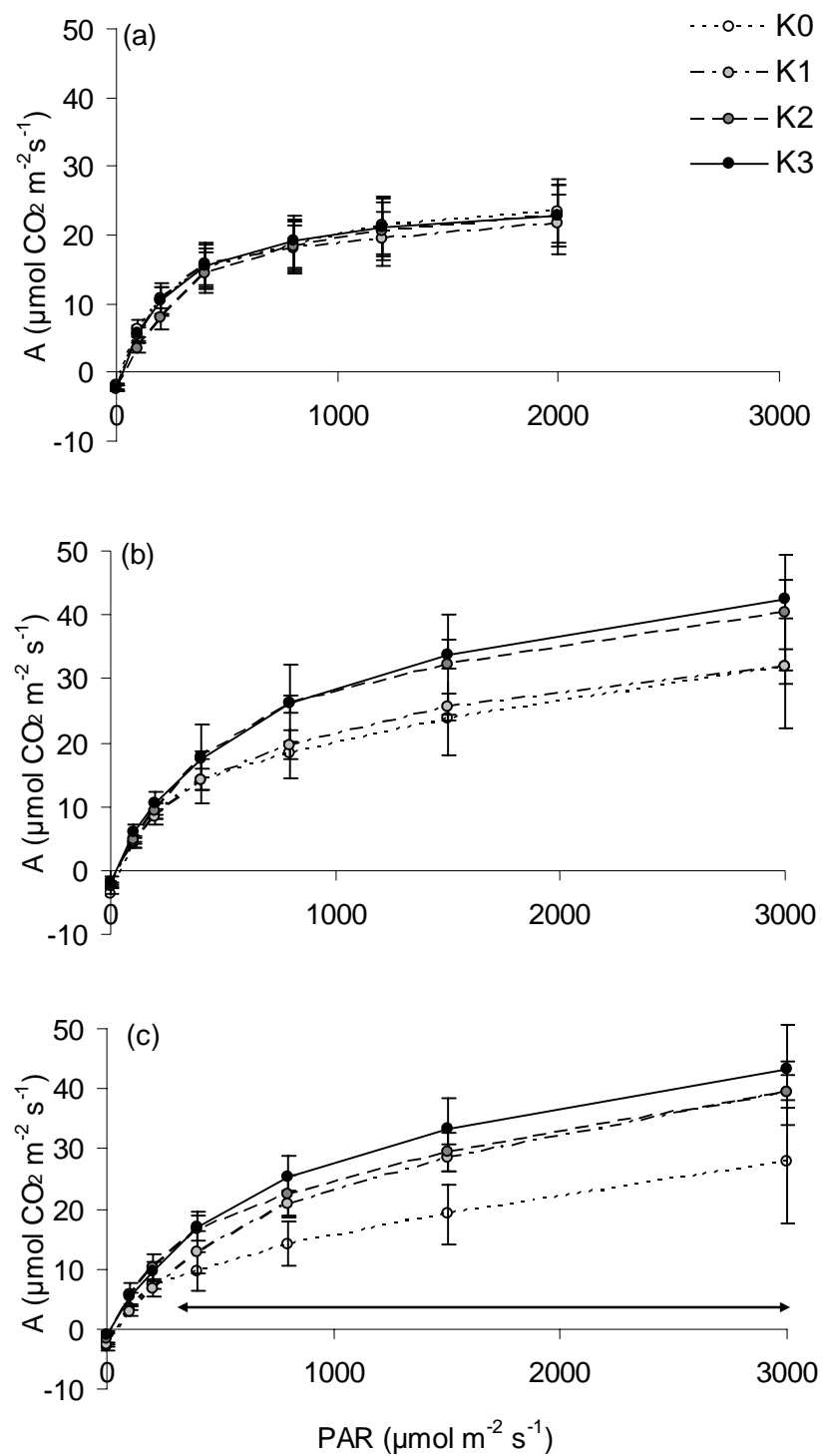


Figure 22 : Response curve of net assimilation to light intensity for four potassium levels, measured at 20 DAE (a), 40 DAE (b) and 50 DAE (b). Each value is the mean for five plants. Vertical bars represent  $\pm$  standard deviation. The horizontal bar indicates that the difference in assimilation between treatments is significant at  $P < 0.05$ . Measurements were obtained at air  $T = 25^\circ\text{C}$ ,  $\text{RH} = 60\%$  and air  $\text{CO}_2 = 400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ .

*Photosynthetic activity*Analysis of light and CO<sub>2</sub> response curves

K deficiency did not affect CO<sub>2</sub> assimilation at early stages (20 DAE). The PAR and CO<sub>2</sub> response curves were not significantly different (Figure 22a and Figure 23a). The maximum assimilation rate at high light intensity was approximately 20  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  for all treatments. In contrast, CO<sub>2</sub> assimilation differed among treatments for the light response curves at 50 DAE and CO<sub>2</sub> response curves at 40 and 50 DAE. K0 had lower assimilation rates (Figure 22b, Figure 22c, Figure 23b and Figure 23c). Maximum assimilation rates were not achieved even with a light intensity of 3000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

Net assimilation was affected by the K treatments at low CO<sub>2</sub> concentration. The initial slope of the assimilation rate as a function of the internal CO<sub>2</sub> concentration was different for K0 as compared to the other treatments (Figure 23), which could be related to the significant regression coefficient obtained between  $V_{\text{cmax}}$  and the leaf K content (Figure 24). Dark respiration was not affected. K0 treatments had decreased in photosynthesis rate by 15 to 30% at compared to control. The light saturated maximum rate of electron transport ( $J_{\text{max}}$ ) and quantum efficiency ( $\alpha$ ) were not significantly affected by the K leaf status.

## Stomatal conductance

Figure 25 shows the average stomatal conductance response throughout the measurement day at 50 DAE. The curves only showed an effect of the K treatment on stomatal conductance for the K0 treatment. Nevertheless, those results should be taken with caution as stomatal behaviour may be subject to photosynthesis feedback (Yu *et al.*, 2001). The relative Gs values (Gs K0/Gs K3) rose from 0.28 at the beginning of the day (10:00) up to nearly 1 at the last sampling hour (18:00), whereas the radiation intensity was the same for those two periods (300  $\mu\text{mol./m}^2 \text{ s}^{-1}$ ). In addition to the Gs measurement, we calculated the relative CO<sub>2</sub> partial pressure between external and internal stomatal chambers (Ci/Ca). Ci/Ca values didn't differ statistically among K- treatments.

## DW production simulation

A simple model of dry weight production was built at the plant scale using input variables such as leaf dry weight ratio, SLW and net photosynthesis response to light (response curves Figure 22a, b and c). As leaf K content was not stable throughout the experiment, especially for K0 and K1 treatments, we attributed different response curves to plants according to their daily interpolated leaf K content. We extrapolated the date at which the plants from K1 and K0 treatments changed status. Concerning plants from K1 treatment, the simulation of assimilation rates started with a "K2 light response curve" until their foliar K fell under 18  $\text{mg g}^{-1}$  after which the "K1 light response curve" was applied. We started the simulation of assimilation rates of plants from K0 treatment with a "K1 light response curve" followed by a "K0 light response curve" used when the foliar K dropped under 10  $\text{mg g}^{-1}$ . Figure 27 shows comparison between simulated and observed DW for each individual plant. The simulations with complete model gave a fairly good estimation of observed DW as the regression slope (a) was 0.91 and the R<sup>2</sup> was 0.69. Simulation of plant DW accumulation without K effect on partitioning gave a bad estimation: R<sup>2</sup> was only 0.50 (*P* not significant).

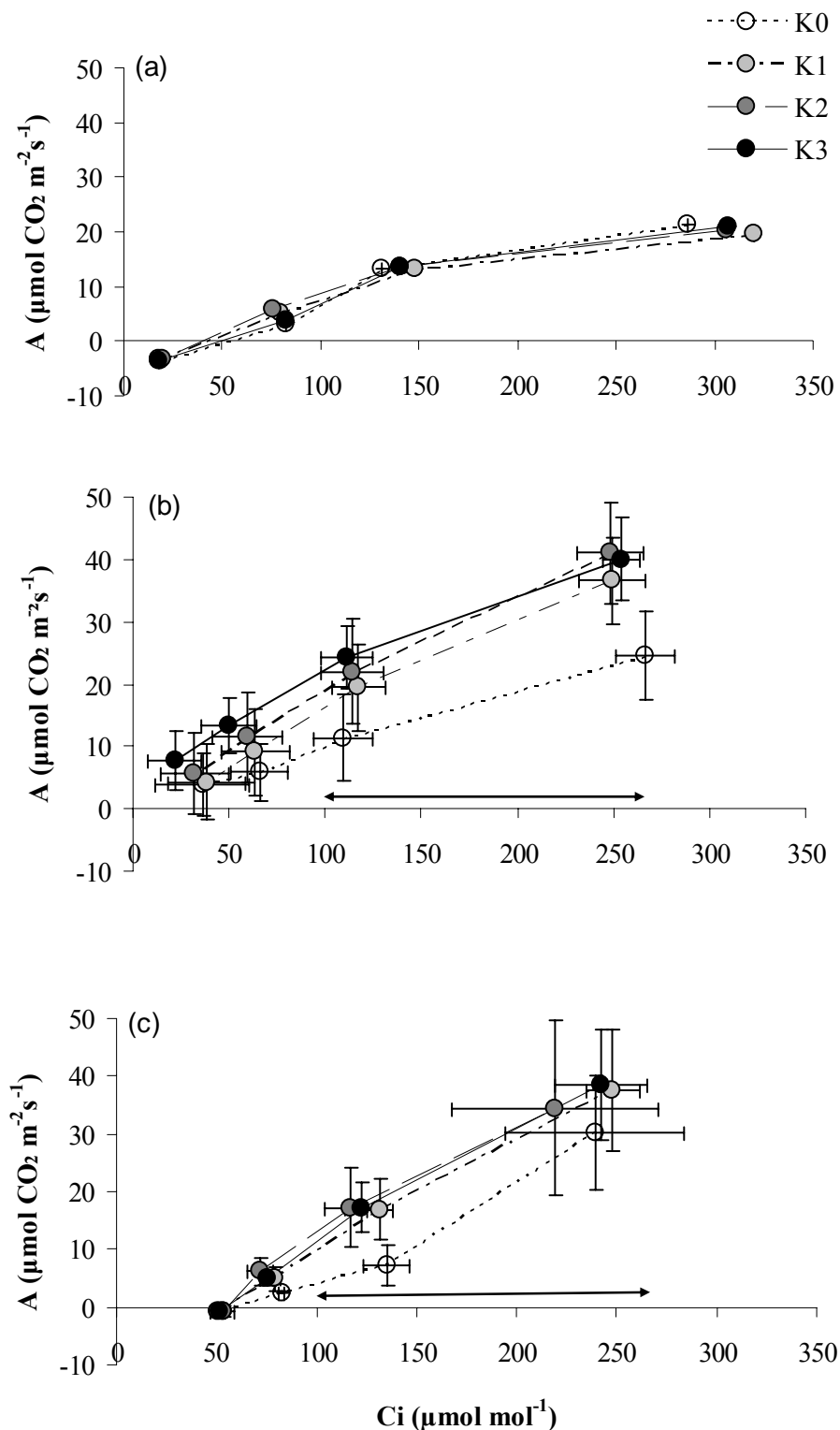


Figure 23 : Average response curve of net assimilation to internal  $\text{CO}_2$  concentration ( $\text{Ci}$ ) for four potassium levels, measured at 20 DAE (a), 40 DAE (b) and 50 DAE (c). Each value is the means for four plants. Vertical and horizontal bars around each point represent  $\pm$  the standard deviation. The horizontal bar indicates that the difference the assimilation between treatments is significant at  $P < 0.05$ . Measurements were obtained at air  $T = 25^\circ\text{C}$ ,  $\text{RH} = 60\%$  and  $\text{PAR} = 3000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

## Discussion

### *Characterisation of K deficiency*

The experiments were designed to analyze the effects of K starvation on the growth of cotton plants under hydroponic conditions, and on some associated physiological processes related to carbon and water status. A wide range of plant K contents were obtained in the experiment ranging from 8 to 42 mg g<sup>-1</sup> of leaf DW at the end of the experiment. These values are in the usual range of values recorded in such experiments on cotton plants (Brouder and Cassman, 1994; Bednarz and Oosterhuis, 1998). K concentrations in K0 treatment dropped down to values considered critical for growth (Leigh and Wyn Jones, 1984; Bednarz and Oosterhuis, 1999; Reddy and Zhao, 2005). On the contrary, the K2 and K3 treatments could both be considered *a priori* as non-limiting throughout the experiment. K1 was assumed to be non-deficient from the beginning to 40 DAE and slightly deficient afterwards.

### *K did not affect the plant water status*

In our hydroponic conditions, plants did not suffer from a lack of water supply. K-starved plants in their natural environment have lower water content than non starved plants (Leigh and Wyn Jones, 1984) but in the present experiment, leaf water content was not different among treatments. On one hand, the low osmotic potential measured (Figure 21a) for the non-limiting treatment (K3) can be attributed to plant K excess consumption (Table 11), given the well-known role of K with respect to osmotic regulation (Mengel and Arneke, 1982; Barraclough and Leigh, 1993; Carroll *et al.*, 1994). The calculated contribution of K to the osmotic potential (Figure 26) was based on the assumption that the osmotic potential could be mainly explained by the sum of cations (expressed towards tissue water), and the soluble sugar content. Hence, for high K concentrations, the K contribution to the total osmolarity was predominant, and even probably underestimated because some of the Ca and Mg found in plant tissues may not be in soluble state. On the other hand, low K content leaves also had a low osmotic potential, due to the high leaf sugar content (Figure 20) and the relative increase in compensation cations other than K, which is a common trend noted under K deficiency (Pujos and Morard, 1997; Henning, 2003). Sugar accumulation in K0 deficient leaves accounted for around 50% of the osmolarity, i.e. 30% in K1 leaves and less than 20% in K2 and K3 leaves. This highlights the role of sugar compensation in K deficient leaves (Scherer and Schubert, 1982; Huber, 1984; Pettigrew, 1999), and especially for sucrose (Talbot and Zeiger, 1998; Pretorius *et al.*, 1999).

### *Review of the effects of the K-deficiency on DW allocation and sugar accumulation*

K deficiency significantly decreased leaf area and dry weight accumulation (Table 12), which were both reduced by 60% between treatments K3 and K0 at the end of the experiment. Root biomass was much more affected than aerial biomass. This observation is closely in line with several authors on diverse plants (Ericsson, 1995; Egilla *et al.*, 2001; El Dessougi *et al.*, 2002), and particularly on cotton plants (Zhao *et al.*, 2001). Moreover, SLW, root/shoot and % DW in leaves were significantly different among K treatments (Table 12). This last variable was the only one among all growth variables observed in the experiment that differed significantly among treatments as soon as 20 DAE.

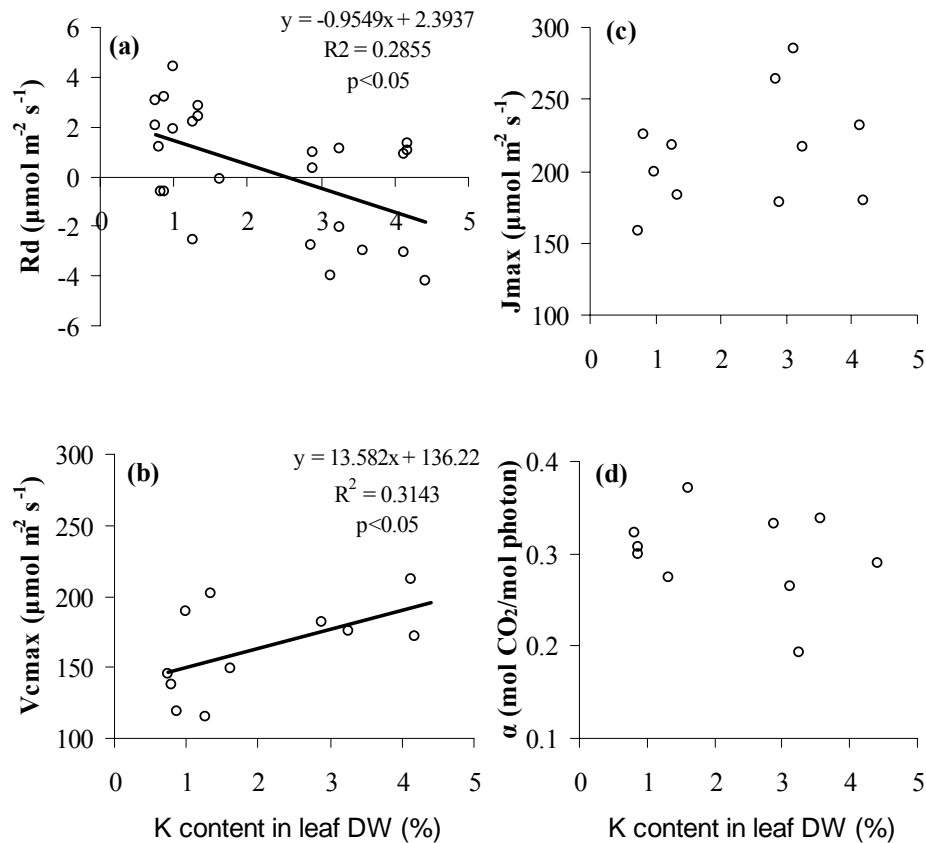


Figure 24 : Dark respiration (a),  $V_{c\max}$  (b),  $J_{\max}$  (c) and  $\alpha$  (d) as a function of K content in leaf DW. Linear regression equations and  $R^2$  when  $P < 0.05$  at 40 and 50 DAE.

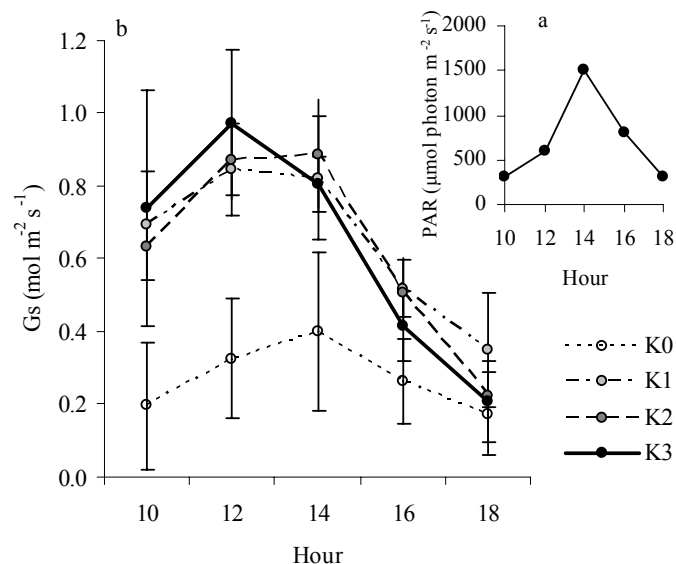


Figure 25 : Variations in PAR (a) and  $g_s$  (b) within a day for 4 potassium treatments taken at 50 DAE. Values are means of 5 plants. Vertical bars represent  $\pm$  standard deviation. Measurements were obtained at natural radiation. Leaf temperature was maintained to  $25^\circ\text{C}$  and RH to 60%,  $\text{CO}_2 \text{ R} = 400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ .

Our hypothesis is that these morphological patterns are accounted for by sugar accumulation in mature leaves. K deficiency led to a spectacular accumulation of soluble sugars especially for sucrose (Figure 20), as already reported in a wide range of plants (Scherer and Schubert, 1982; Huber, 1984; Itoh *et al.*, 1987; Cakmak *et al.*, 1994a; Zhao *et al.*, 2001), including cotton (Bednarz and Oosterhuis, 1999; Pettigrew, 1999). Many convergent results consolidate this assumption :

\* Soluble sugars accumulation, especially hexose, is precocious. It occurs significantly as soon as 20 DAE (Table 11), simultaneously to the modified % DW in leaves, and before the other growth variable become significantly different (leaf area, SLW, R/S).

\* Sugar accumulation in mature leaves seems to be closely related to the SLW, whose increase for treatments K0 and K1 is explained for more than 15% by their accumulation. This relationship between carbon export ratio and SLW has already been underlined by Reddy (1989). Pettigrew (1999) found the same trend although the sugar contribution to the SLW increase was significantly smaller (5%).

\* Parallel to the accumulation in mature leaves, low sugar concentrations were measured in roots and leaf apices, which could account for the lower R/S ratio and lower leaf area, even at mild K-deficiency (Table 12).

Overall, the present study provides evidence that K starvation globally decreases the translocation of photosynthetic products in plants by acting directly on the phloem loading and/or transport into cells in sinks as already reported by other authors (Conti and Geiger, 1982; Cakmak *et al.*, 1994b; Marschner *et al.*, 1996; Pettigrew, 1999). Phloem loading dysfunction under K-deficiency has been confirmed by labelled CO<sub>2</sub> studies (Mengel and Viro, 1974). This dysfunction in sucrose transport might also be advanced to explain the photosynthesis disturbance.

#### *Effect of K-deficiency on carbon assimilation*

The ability of plants to transform light into dry weigh was decreased, as shown by the lower RUE calculated on the most starving plants (K0, Table 12). Under our conditions, RUE values ranged from 1.97 to 2.74 g DW MJ<sup>-1</sup> PAR (for treatment K0 and K3 respectively). These values are 30 to 40 % above those reported by Rosenthal and Gerik (1991) and Sadras (1997) in irrigated field trials, where they obtained RUE values ranging from 1.3 to 1.9 g DW MJ<sup>-1</sup>. This difference is not surprising as we calculated RUE on the total biomass basis while RUE on field studies was calculated on aerial biomass basis. Moreover, even irrigated and well fertilized conditions are not as optimal as hydroponic conditions. It should be emphasized that the decrease in RUE due to K starvation was corroborated by instantaneous photosynthesis measurements which showed differences between treatments from 40 DAE. However, they can not be directly compared, as RUE is a time-integrative parameter.

Photosynthesis was reduced (Figs. 22 and 23) for the most K-starved plants, from the second measurement date until the end of the experiment. The decrease in photosynthesis might be partly explained by the lower reactivity of stomata towards environmental conditions (Figure 25). However, it should be underlined that stomatal dysfunction is in contradiction to the absence of detrimental effects of the K-deficiency on leaf water potentials (Figure 21), and especially to the high level of sucrose in leaves (Fig. 7), whose role as a primary guard cell osmoregulator is well-known (Talbot and Zeiger, 1998). Non stomatal reduction of photosynthesis was also demonstrated in Figure 22. Once more, sugar accumulation may account more or less directly to this dysfunction, with two possible underlying mechanisms: (i) a negative metabolic feedback exerted by sugar accumulation (Goldschmidt and Huber, 1992; Rook and Bevan, 2003; Koch, 2004), which affects the maximum carboxylation velocity (V<sub>cmax</sub>, Figure 24) prior to any other photosynthetic parameter (Farquhar *et al.*, 1980), and (ii) a detrimental effect exerted by the

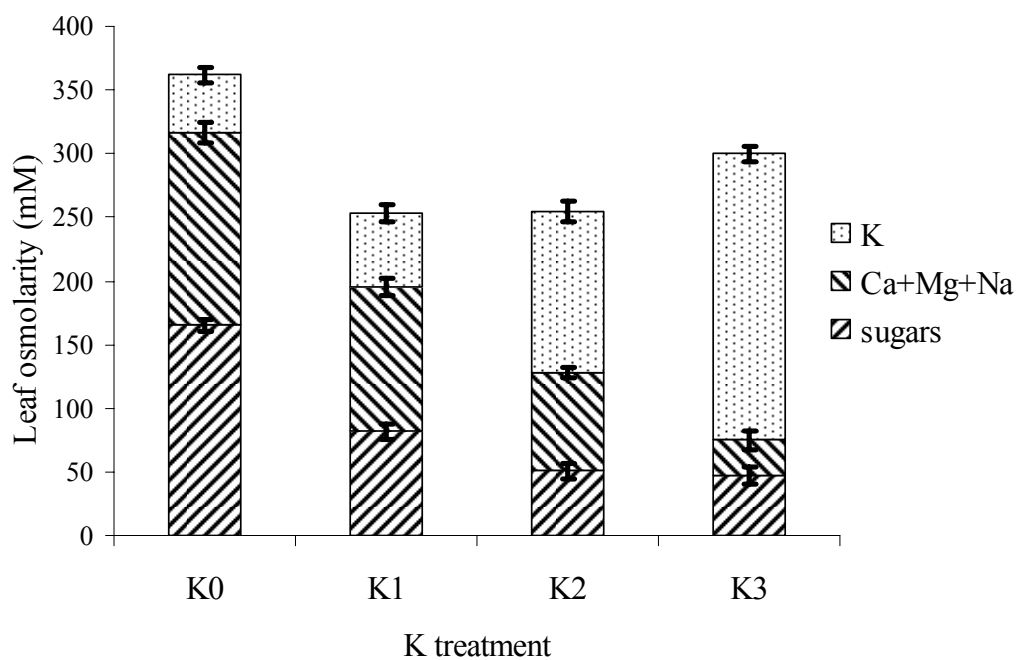


Figure 26 : K, other inorganic cation (Ca+Mg+Na) and sugar osmolarity for 4 K treatments at 50 DAE. Values are means for the first fully expanded leaf of 5 plants. Vertical bars represent +/- standard deviation.

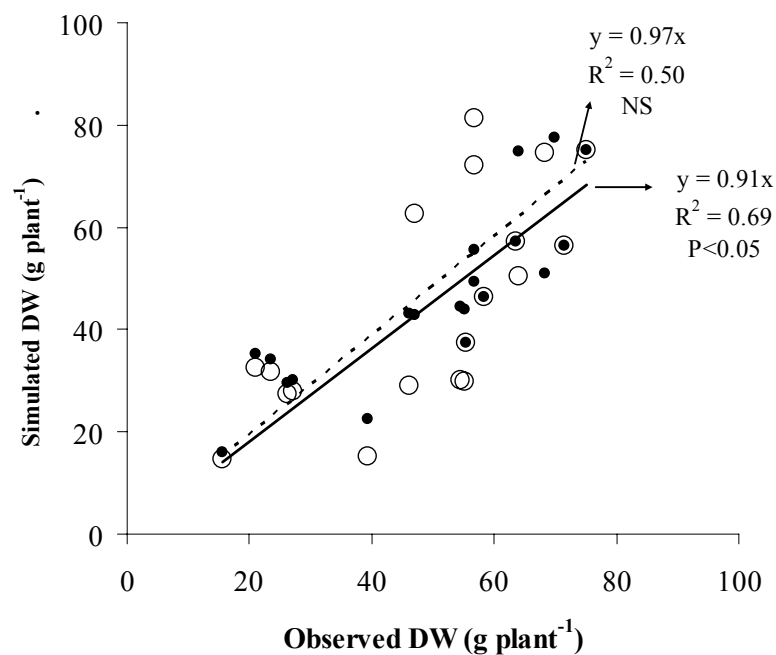


Figure 27 : observed and simulated DW of cotton plants. Full circles (●) represent data from complete model and empty circles (○) data from model with only photosynthesis effect.



leaves' thickness (through higher specific leaf weight) on mesophyll diffusion conductance (Terry and Ulrich, 1973). Although they are not exclusive and the unchanged (internal/external stomatal  $\text{CO}_2$ )  $\text{Ci}/\text{Ca}$  ratio tends to favour the hypothesis that both carbon assimilation and carbon input by stomatal aperture are responsible of the decline of the photosynthesis (Ehleringer and Cerling, 1995).

#### *Biomass production modelling*

Now, to what extent was the growth potential affected by lower photosynthesis? We ran a simple model of dry weight production at the plant scale using the simulated leaf area, net photosynthesis response to light (response curves Figure 22a, b and c), leaf dry weight ratio and SLW as input variables. The best estimation of DW production by the complete model compared to the estimation by the model with only photosynthesis effect (Figure 27) led to conclude that the photosynthesis modification may not be sufficient to take into account the observed changes in total DW of cotton plants under K deficiency. Therefore, there must be a growing constraint, whose effect is additive to the least photosynthesis. We may conclude, like Triboulot and Pritchard (1997) that cell-wall extensibility may be the cause of this decrease but we also establish the hypothesis that there might be a morphogenetic signal to developing organs (Black *et al.*, 1995) (Waclawovsky *et al.*, 2006).

#### *K overall effects on cotton morphology and physiology*

K deficient cotton plants are characterized by a marked reduction in assimilates production and translocation. Not only do the plants have smaller leaf area, but also the leaves are less efficient photosynthetically. Moreover, the source leaves appear to keep much of the assimilates and not translocate them to the reproductive sinks, i.e. young leaves, stems, reproductive sinks and roots. As a result, the concentration of plant nutrient and soluble sugars in leaves contributed to the increased SLW. Our results highlight the role of potassium as a counter-ion for phloem transport rather than its roles on plant-water relation. The present study carried additional information about the sequence of response to K deficiency, the physiological processes involved, and their relative importance. Under our experimental conditions, the first difference between treatments concerned the accumulation of DW in mature leaves, as soon as 20 DAE, before a decrease in leaf area or in photosynthesis were noticeable. Sugar accumulation offset the osmotic potential loss by K depletion so that plant water status was not particularly unfavourable for K deficient plants. Later on, and for K concentrations in leaves below  $10 \text{ mg g}^{-1}$ , the sugar accumulation reached such levels that photosynthesis and carbon partitioning were deeply modified. The decrease in photosynthesis coincided with reduction in stomatal conductance, but stomatal conductance may not be the only mechanism limiting carbon fixation in K deficient leaves. Additional effects of a negative feedback of the sugar accumulation on carboxylation were also demonstrated.

In our hydroponic conditions, smaller root growth resulting from the K starvation did not impact on the nutrient uptake. However, it can be easily understood that in natural conditions, this would emphasize the effects of the deficiency, thus leading to more detrimental effects at the plant scale, with negative effects on yield potential and fibre quality.

**Changes in plant morphology and dry matter  
partitioning caused by potassium deficiency in  
*Gossypium hirsutum* (L.)**

**Edward Gerardeaux  
Lionel Jordan-Meille  
Julie Constantin  
Sylvain Pellerin  
Michael Dingkuhn**

Soumis et accepté après révision dans la revue Environmental and Experimental Botany

Les résultats des deux chapitres précédents mettent en évidence le rôle primordial de la réduction de la surface foliaire parmi les effets d'une carence en potassium sur des peuplements ou des plants de cotonnier. Toutefois, ils ne détaillent pas comment et par quels mécanismes la surface foliaire est affectée. Ce chapitre qui fait l'objet d'un article soumis et accepté avec révision dans *Environmental and Experimental Botany* fait l'analyse de l'architecture du plant et des modifications de la surface foliaire à l'échelle de l'organe puis en tire des conclusions et hypothèse sur les mécanismes physiologiques sous-jacents.

## ***Résumé en français***

### *Introduction*

La carence en potassium provoque de nombreux dysfonctionnements dans les plantes. Le plus renseigné concerne l'ouverture stomatique et la réduction de la photosynthèse. Une restriction des transports des sucres dans le phloème est également souvent observée. La réduction de la photosynthèse couplée à une diminution du transport des assimilats conduit à une moindre alimentation des organes hétérotrophes distants des sources de carbone, réduisant ainsi leur croissance.

Les plantes carencées en potassium ont une surface foliaire réduite. Toutefois les auteurs ne partagent pas tous les mêmes interprétations quant aux mécanismes à l'œuvre dans cette réduction. Certains mettent en cause un déficit de turgescence cellulaire alors que d'autres auteurs mettent l'accent sur le rôle primordial du potassium dans la mobilité des sucres.

L'hypothèse est qu'une étude détaillée de l'architecture et des dynamiques de l'expansion des organes individuels d'un plant de cotonnier pourrait nous renseigner sur les mécanismes affectés lors d'une carence en potassium forte ou modérée. L'objectif de ce travail est d'analyser les modifications du développement, de la croissance des organes végétatifs et de la répartition de la matière sèche avec des mesures de l'assimilation carbonée, des sucres et des potentiels hydriques pour éclairer nos connaissances sur les mécanismes sous-jacents des modifications morphogénétiques observées.

### *Matériels et méthodes*

Conditions expérimentales, mesures de potentiel hydriques, analyses de cations (cf page 51, résumé en français)

L'Assimilation carbonée est mesurée à l'aide d'un analyseur de gaz (LiCor 6400) sur la première feuille entièrement déployée.

La surface foliaire individuelle est estimée à l'aide d'une relation allométrique pré établie entre de la longueur de la nervure gauche et la surface foliaire. Le calcul quotidien du ratio d'expansion relatif (RER) des feuilles et des entrenœuds se fait selon la formule :  $RER_j = [\Delta \ln(\text{leaf area or internode length}) / \Delta t]_j$ . Les dynamiques d'élongation des entrenœuds et d'expansion des feuilles sont mesurées sur tout les phytomères de la tige principale, des branches végétatives et fructifères.

### *Résultats majeurs*

Les 4 traitements offrent une large gamme de teneur en K foliaire: à 50 jours après émergence K0, K1, K2 et K3 ont une teneur en K foliaire respectivement de 0.8 1.1, 2.3 et 4.2%

de la matière sèche. Les traitements K2 et K3 peuvent être considérés comme non carencés, le traitement K1 comme modérément carencé et le K0 comme sévèrement carencé.

La surface foliaire et la quantité de matière sèche des plants sont significativement réduites par les traitements en K à partir de 350 °Cj. La réduction de surface foliaire du plant est due à une moindre surface individuelle et dans une moindre mesure à un nombre inférieur de feuille. Il s'agit peut être d'un effet de dominance apicale induit par la carence en potassium ou de la réduction de la fourniture de sucres aux organes hétérotrophes.

La réduction de surface foliaire est visible dès l'émergence de l'organe, ensuite l'accroissement relatif des feuilles (RER) est identique. En revanche, les entrenœuds des plants carencés ont une taille réduite à l'émergence et un taux d'accroissement réduit pendant la première phase de leur croissance mesurable. L'étude de la dynamique de croissance des feuilles et des entrenœuds nous permet de comparer un organe hétérotrophe à un organe autotrophe. A l'émergence, ces deux types d'organes subissent une réduction de taille similaire. En revanche, seules les feuilles compensent la réduction de croissance dès lors qu'elles sont autotrophes. La réduction de la taille des organes à l'émergence causée par une carence en potassium n'est probablement pas due à une baisse de l'alimentation en assimilats parce que les besoins dans les bourgeons sont faibles. En revanche, l'accumulation des sucres dans les feuilles et la réduction très importante de la taille des organes les plus éloignés des sources de carbone prouve que le transport des assimilats est la clé des modifications morphologiques observées. Nous formulons l'hypothèse que la concentration en sucre serve de signal morphogénétique aux organes en croissance.

La carence en potassium a profondément modifié l'allocation de biomasse au détriment des racines et des tiges. La masse spécifique des feuilles et leurs teneurs en sucres sont en corrélation négative avec la teneur en potassium des feuilles.

L'assimilation du CO<sub>2</sub> n'est pas très sensible à la carence en potassium car elle n'est réduite que pour les traitements les plus carencés et à la dernière date de mesure. En revanche, l'allocation de la matière sèche en faveur des feuilles dès les premières observations et dans le traitement K1 montre que ce mécanisme est très sensible à la carence en potassium.

## ***Abstract***

Cotton plants are frequently exposed to potassium deficiency but knowledge is limited on the effects of this stress at the organ and plant scale. A greenhouse experiment was conducted to: (i) assess the impact of both mild and severe potassium deficit during vegetative development on cotton growth dynamics and morphology; (ii) determine partitioning patterns constituting the morphological changes and (iii) interpret them on the basis of observations on leaf carbon assimilation, soluble sugar accumulation and water/osmotic relations. Cotton plants were grown under four potassium regimes: K4 full potassium with 3mM in nutrient solution (control), K3 with 0.3 mM (unstressed but not in excess), K2 with 0.07 mM in nutrient solution (mild deficiency) and K1 with 0.02 mM (severe deficiency).

Potassium stress during vegetative development decreased plant dry matter production and leaf area. Even mild deficiency reduced leaf and internode size, increased dry matter partitioning to leaves and increased specific leaf weight and soluble sugar concentration. Severe deficiency also reduced partitioning to roots and inhibited leaf photosynthetic rates. Morphological responses were sharper in vegetative and fruiting branches than on the main stem. Leaf size reduction was due to size at emergence from apical buds whereas relative expansion rate after emergence and duration of expansion were unchanged by K deficiency. Leaf sugar accumulation osmotically over-compensated tissue K deficiency, resulting in increased bulk turgor potential.

Results suggested that K deficiency mainly affects assimilate export from leaves, resulting in sugar accumulation at the source while sink organs were starved. Reduced organ size was probably not directly caused by lack of assimilates, nor by lack of cell turgor, because relative expansion rates were unaffected. The authors hypothesize that sugar starvation of sink tissues caused developmental restrictions, probably through sugar signalling. This adjustment process is already triggered by mild K deficiency, resulting in smaller organs at sites topologically distant from main-stem source leaves.

*Keywords:* leaf area, leaf number, RER, CO<sub>2</sub> assimilation, SLW, water potential, sucrose

## ***Introduction***

Potassium is the most abundant inorganic cation in plants (Pettigrew, 2008). This element is present mainly in plant cell cytoplasm and vacuoles (Leigh and Wyn Jones, 1984). Many studies have demonstrated the key roles of potassium as an ionic osmoregulator of turgor, especially in stomata (Mengel and Arneke, 1982; Fischer, 2004). However, non-stomatal reductions of photosynthesis were also reported (Reddy and Zhao, 2005) associated with sugar accumulation in chloroplast, decrease in starch synthesis (Amtmann et al., 2006) and decline in chlorophyll concentration (Cakmak, 1994). These biochemical factors may be override stomatal reduction of photosynthesis when K deficiency becomes severe (Bednarz et al., 1998). In addition to photosynthesis reduction, in K deficient plants the transport of assimilates via the phloem is restricted (Cakmak et al., 1994a). Limited photoassimilate production coupled with transport inhibition can lead to smaller assimilate supply to heterotrophic organs (Pettigrew, 2008) such as growing buds, thus reducing their growth. On the other hand, like in the case of water or N deficit, reduced organ expansion, when photosynthesis is maintained, leads to an increase in specific leaf weight and sugar content of leaves (Tardieu *et al.*, 1999; Hermans *et al.*, 2006).

Many authors have described a reduction in leaf area for K-deficient plants (Rao, 1986; Xi and Lihua, 1989; Zhao *et al.*, 2001) but how leaf growth is inhibited by K deficiency is

controversal. Some authors emphasize the role of K as a static major osmoticum contributing to turgor, the driving force for cell expansion (Van Volkenburgh, 1999) which is essential for leaf area expansion (Walker *et al.*, 1996; Jordan-Meille and Pellerin, 2008). Other authors highlight the role of K as a mobile ion for assimilate transport between source and sink organs (Cakmak *et al.*, 1994; Marschner *et al.*, 1996).

Regardless of whether assimilate supply to developing, heterotrophic organs under K deficiency is limited by photosynthetic rate or assimilate transport, the result is enhanced competition for assimilates among sinks. It is less clear, however, whether reduced size of new organs developing under K deficiency is a result of K deficiency acting directly (through reduced turgor) or indirectly (through assimilate availability) on the expansion process, or through adjustment of developmental processes involving regulation (Roitsch *et al.*, 2000). Dusserre *et al.* (2002) demonstrated on shade treated, fruiting cotton plants that competition for assimilates not only affects organ growth rates but also plant and organ development rate, as well as organ number. Development processes generally precede expansion processes and involve little growth in terms of biomass and assimilates. Furthermore, young, developing plant parts contain much greater K concentrations than old ones (example of rice: Asch *et al.*, 2000). An important, as yet open question is thus whether K deficiency impacts on morphogenetic processes are direct effects on growth or a result of regulation of developmental processes subsequently determining growth potential.

The development of individual leaves can be separated in two phases. The initial phase involves mainly cell division (Maksymowich, 1973) and the second cell expansion (Lecoeur *et al.*, 1996). The first phase partly involves developmental processes and the second, mainly growth. These phases are difficult to observe experimentally but are associated with characteristic changes in the time course of relative expansion rate (Tardieu *et al.*, 1999).

The hypothesis motivating the present study was that an analysis of changes in architecture and morphology in vegetative cotton plants, and in particular the observation of the two growth phases of individual organs, should help understanding the physiological changes associated with K deficiency. The objective was thus to study changes in morphology, organ growth rate and assimilate partitioning in vegetative cotton plants submitted to mild and severe K deficiency, along with observations on leaf photosynthetic rate, osmotic/water relations and sugar concentration, in order to shed light on the morphogenetic effects of this stress.

## ***Materials and methods***

### *Plants cultivation and experimental design and growth conditions measurement*

Seeds of cotton (*Gossypium hirsutum* L., cultivar H 279-1) were pre-germinated during 4 days, in moist paper at 30 °C and seedlings were transplanted two days after emergence in 24L polyvinyl chloride (PVC) pots filled with a nutrient solution. The experiment was carried out in a glasshouse at the INRA Domaine de la Grande Ferrade (44° 50' N, 0° 34' W, Bordeaux, France). Plants were grown under natural light conditions. The temperature of the glasshouse was programmed at 25°C/20°C (day/night) and the relative humidity at 65%. The nutrient solution contained 14 mM NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, 2 mM NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, 4 mM Ca<sup>2+</sup>, 2 mM PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>, 2 mM SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, 2 mM Mg<sup>2+</sup>, 1 mM Fe<sup>3+</sup>, 48 µM H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub>, 7.3 µM Cl<sup>-</sup>, 3.7 µM Mn<sup>2+</sup>, 0.77 µM Zn<sup>2+</sup>, 0.32 µM Cu<sup>2+</sup> and 0.12 µM MoO<sub>3</sub>. The nutrient solution was changed weekly with deionized water. The pH was kept at a value close to 6.5 by addition of soda pills in the pots when pH needed correction.

Four K levels in nutrient solution were tested: a control (K4) with 3 mM of K and three levels of K deficiency, i.e. K3, K2 and K1 with 0.3, 0.07 and 0.02 mM of KCl, respectively. The experimental design was randomized with each experimental treatment repeated 5 times. 5

additional repetitions per treatments were used for the first 2 destructives measurements. Overall, there were sixty 24 l randomly arranged polyvinyl chloride (PVC) pots.

Air temperature and humidity were measured using two sensors (HMP35C Sensor, Vaisala, Helsinki, Finland) positioned on top of a 1.5 m high pole located in the centre of the experimental design. Light intensity was monitored using four photosynthetically active radiation (PAR) sensors (SP1110 pyranometers). Data were collected using a data logger (21X, Campbell Scientific, UK) every 5 min and averaged on an hourly basis. During the time course of the experiment the daily mean air temperature was  $23 \pm 2$  °C. Mean maximum and minimum relative humidity were respectively 63 and 54%. The average solar PAR radiation taken on a 24 h basis was  $258 \text{ MJ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

### *Measurements and sampling*

Non destructive measurements were performed 3 times per week on 5 plants per treatment (internode length, number of leaves and individual leaf vein length). Additionally, five plants per treatment were harvested 20, 40 and 50 days after emergence (DAE) for dry weight measurements of roots, shoots and leaves and K content determinations. Plant compartments were dried for 48 h at 80°C before measuring dry weight. Total plant leaf area was measured with a planimeter (LiCor Model 3000). The specific leaf weight (SLW) was calculated as follows:

$$\text{SLW} = \text{Plant leaf DW} / \text{Plant leaf area} \quad (1)$$

The ratio of DM allocation between 2 dates was calculated as the DM increase between two dates for each compartment (leaves, stems, roots, fruits) divided by the total DM increase for the same dates.

The day preceding plant sampling, photosynthesis was measured on the first fully expanded leaf of each plant. Before plant harvest, foliar disks were sampled on the first fully expanded leaf between 13:00 and 15:00 for water and osmotic potentials determination and sugar content analysis. Shoot and root apices were also sampled at 12 am for sugar analysis. Details on these measurements are given below.

### *Leaf and internode expansion rates, leaf number and plant leaf area*

The length of the leaf veins and the length of the internodes were measured three times a week from early emergence to the end of their expansion period. Data from mainstem nodes in position 4 to 7 were used for calculating relative expansion rates. An organ was considered emerged when it was visible and measurable without unfolding the bud. At their early stage, leaves weren't unfolded but leaf vein length was visible and measurable. The individual leaf area from all leaves of each plant was then estimated. The equation was obtained by determining the regression between the leaf vein length and the observed leaf area of 125 leaves ( $r^2 = 0.984$ ). The leaf area of these 125 leaves was measured with a planimeter (LiCor Model 3000).

The plant leaf area (PLA) was then calculated as:

$$\text{PLA} = \sum \text{individual leaf sizes} \quad (2)$$

The Relative Expansion Rate of individual leaves at time  $j$  ( $\text{RER}_j$ ) was calculated from emergence to the end of the expansion period as the slope at time  $j$  of the relationship between the logarithm of leaf area and time.  $\text{RER}_j$  was calculated by linear regression on the three coupled

values of leaf area and  $t$  corresponding to times  $j-1$ ,  $j$  and  $j+1$ . Since RER was maximal at the beginning of leaf expansion, a maximum value of RER (RERmax) was estimated by averaging RER values between emergence and 6<sup>th</sup> day. The latest date visually corresponds to the end of the period where RER is maximum. A similar calculation of the Relative Expansion Rate of internodes was performed for internode length.

The relative reduction of plant leaf area was calculated as:

$$100 * (\text{plant leaf area of K4} - \text{plant leaf area of K}_i) / \text{plant leaf area of K4} \quad (3)$$

Where  $K_i$  is  $K_1$ ,  $K_2$  or  $K_3$

### *Photosynthetic rates*

Carbon assimilation was measured on the first fully expanded leaves 19, 39 and 49 DAE. At these ages, plants were in the vegetative exponential growth phase. Gas exchanges were measured with a LICOR 6400 (LICOR Inc., NE, USA) with the air temperature and relative humidity inside the leaf chamber controlled at 25°C and 60%, respectively. The photosynthetic ( $A_{\max}$ ) rate was measured at 400 ppm of  $\text{CO}_2$  and with a light intensity of 1500  $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

### *Water relation measurements*

The leaf water potential was measured with the “Scholander-bomb” (Scholander et al., 1965). A small leaf disk (50 mm<sup>2</sup>) was sampled on the first fully expanded leaf of the mainstem of each plot for determination of the osmotic potential by a Roebling osmometer. Leaf samples were cooled down to freeze -8°C and then, the time for reaching the freezing point of the solution was measured. The pressure potential (turgor)  $\Psi_t$  was calculated from values obtained for the osmotic potential  $\Psi_o$  and the water potential  $\Psi_h$  at midday according to the following equation (Hsiao, 1973):  $\Psi_h = \Psi_o + \Psi_t$  ( $\Psi_o < 0$ ;  $\Psi_t > 0$ ).

### *Sugar analysis*

A small leaf disk (50 mm<sup>2</sup>) was sampled on the first fully expanded leaf of the mainstem of each plot at 20, 40 and 50 DAE. The apices of the mainstem and the pivot root were harvested on the 5 plants per treatments at the same dates. Data values from apices were averaged across the 3 dates. Samples were immediately frozen (-30°C) for further analysis of sugar content. Soluble sugars (glucose, fructose and sucrose) from leaf disks, shoot and root apices were extracted in boiling 80% ethanol for 15 min. The extraction was repeated once in ethanol and a third time with water. All extracts were evaporated to dryness and frozen until analysis. Soluble sugar concentrations were then measured by the microtitre plate-adapted enzymatic as proposed by Kunst et al. (1984). All samples and standards were determined as the mean value of two replicates assay wells. End-point determination for the three soluble sugars was based on the reduction of NAD to NADH. First step was glucose determination by phosphorylation of glucose to G6P and NAD and to 6PGlcU and NADH as the final step of reaction sequence. The later was quantified by spectrophotometric method. Second step was fructose determination by enzymatic transformation of fructose to glucose and the previously described conversion of G6P. As fructose assay is accomplished in the same way as glucose assay, they are temporally separated, and fructose is determined by subtraction of glucose prior to isomerisation from total glucose at the end of the assay. Sucrose determination was based on the cleavage of sucrose into glucose and fructose by glucose phosphorylase. Fructose was then converted into glucose, as previously



Table 13 : Foliar K concentration ( $\text{mg g}^{-1}$ ), foliar cations and total molarity (mM) and sugar contribution to osmolarity (%) at 50 DAE according to the potassium concentration in nutrient solution. Means with the same letters are considered not to be different at  $P = 0.05$ .

	K0	K1	K2	K3	Student test ( $P < 0.05$ )
Foliar K at 20 DAE	18.0 (c)	30.7 (bc)	33.2 (ab)	36.2 (a)	*
Foliar K at 40 DAE	9.6 (d)	17.7 (c)	33.9 (b)	43.5 (a)	***
Foliar K at 50 DAE	8.2 (d)	10.8 (c)	23.5 (b)	42.4 (a)	***
Total foliar cations	187 (c)	198 (c)	222 (b)	269 (a)	**
Total molarity	361 (a)	263 (c)	265 (c)	309 (b)	***
Sugar contribution to molarity	41.4 (a)	33.2 (b)	20.1 (c)	16.2 (c)	**
Average hexose content of shoot apex	3.47	4.71	7.84	7.94	NS
Average hexose content of root apex	6.76	18.8	25.22	14.06	NS

Levels not connected by the same letter in the same lines, are significantly different according to student's t.  
 NS:  $0.05 < P$ ; \*:  $0.01 < P < 0.05$ ; \*\*:  $0.001 < P < 0.01$  \*\*\*:  $P < 0.001$

described and total glucose was measured by the spectrophotometric method. Sucrose was determined by subtraction of glucose and fructose prior to sucrose phosphorylation from the total glucose at the end of the assay.

#### *Cations analysis*

K, Ca, Mg and Na were extracted from plant leaves in the following way: dried material was milled to pass a 1 mm sieve. It was then calcinated at 550 °C. The ashes were then digested in a 1 M nitric acid which was boiled off. The residue was taken up in hot 0.5 M nitric acid and the volume made up on cooling. The cations were determined by atomic emission or absorption (Spectrophotomètre Absorption Atomique Flamme Varian A300).

#### *Molarity calculation*

Glucose, fructose and sucrose contents were used to calculate sugar molarity K, Ca, Mg and Na contents were used to obtain cation molarity Total molarity was calculated as the sum of cations and sugar molarity. Anions and other molecules were not taken into account.

#### *Data analysis*

An analysis of variance was carried out according to the general linear model of the Statistical Analysis System (SAS Institute, Cary, NC, USA). Untransformed data means were tested using the Student-Newman-Keuls test, and significant differences were based on a 0.05 probability value.

### **Results**

#### *Leaf content of K, other major cations and sugars*

Foliar K concentrations were significantly different between treatments (Table 13). The leaf K content declined in the K1 and K2 treatments while K3 and K4 had more stable leaf K contents. At the first measurement date (20 DAE), the K0 leaf K content was 18 mg g<sup>-1</sup> (58 mM), significantly ( $P < 0.01$ ) lower than in the other treatments. The K0 treatment K content dropped to 9.6 mg g<sup>-1</sup> (47 mM) at 40 DAE and 8.2 mg g<sup>-1</sup> (46 mM) at 50 DAE. Visible symptoms of leaf chlorosis appeared at around 40 DAE on plants of the K0 treatment. From the second measurement date to the end of the experiment, the leaf K contents differed highly significantly ( $P < 0.001$ ) among treatments. As expected, foliar potassium levels were high in the K2 and K3 treatments, even at the last measurement date (23 and 42 mg g<sup>-1</sup> respectively). K deficiency did not affect the total foliar nitrogen concentration (data not shown). Ca, Mg and Na concentrations were significantly ( $P < 0.01$ ) higher in K deprived plants (data not shown). However, the calculated sum of cations in tissue water (K+Ca+Mg+Na), calculated on basis of the assumption that all of these cations were in a soluble form, was significantly lower in K deprived plants (Table 13). This suggests that the higher uptake of other cations (Ca, Mg, Na) by K deprived plants did not offset the lack of molarity due to the lower K content.

In mature leaves (last expanded), the total soluble sugar concentration was mostly constituted by sucrose, which accounted for more than 95% of total soluble sugars. As Bednarz and Oosterhuis (1999) we assumed that non-structural soluble sugars other than sucrose, glucose and fructose occur in negligible quantities. The sucrose content was significantly higher for

Table 14 : Mean values for the leaf area (cm<sup>2</sup>), total DW (g plant<sup>-1</sup>), leaf number, leaf area (cm<sup>2</sup>), node number and length (cm) on main stem, vegetative and fruiting branches, according to the potassium concentration in nutrient solution at 50 DAE and RER maximum of internode length (cm cm<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>), RER maximum of leaf area (cm<sup>2</sup> cm<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>), leaf area (cm<sup>2</sup>) and internode length (cm) at emergence. Means with the same letters are considered not to be different at  $P = 0.05$ .

	K0	K1	K3	K3	student test ( $P < 0.05$ )
Leaf area at 20 DAE	220	194	249	226	NS
Leaf area at 40 DAE	1561 (a)	2402 (b)	3031 (c)	3211 (c)	**
Leaf area at 50 DAE	2304 (a)	4825 (b)	5656 (bc)	6055 (c)	**
Total DW at 20 DAE	1.15	0.81	1.27	1.23	NS
Total DW at 40 DAE	13.03 (a)	20.59 (b)	27.21 (c)	30.51 (c)	***
Total DW at 50 DAE	22.7 (a)	51.8 (b)	59.8 (b)	64.8 (b)	***
Mean leaf number	24.2 (b)	27.8 (ab)	29.4 (a)	29.4 (a)	**
Mean leaf area	75 (c)	109 (b)	123 (a)	127 (a)	***
Main-stem node number	9.67	10.67	10.25	10.33	NS
Vegetative n°3 mean node number	3.00 (b)	3.67 (a)	4.00 (a)	4.00 (a)	*
Fruiting branch n°5 mean node number	2.00 (b)	3.00 (a)	2.50 (ab)	2.67 (a)	*
Main-stem internode length	2.83 (c)	3.26 (b)	3.27 (b)	3.64 (a)	***
Vegetative branch n°3 internode length	1.24 (b)	2.31 (a)	2.31 (a)	2.68 (a)	***
Fruiting branch n°5 internode length	1.91 (b)	2.98 (ab)	3.65 (a)	3.817 (a)	*
RER <sub>max</sub> of main-stem internode	0.38 (b)	0.40 (b)	0.41 (ab)	0.42 (a)	*
RER <sub>max</sub> of leaf area	0.80	0.85	0.79	0.81	NS
Leaf area at emergence	0.20 (b)	0.26 (ab)	0.27 (ab)	0.32 (a)	*
Main-stem internode length at emergence	0.29 (b)	0.37 (ab)	0.37 (ab)	0.39 (a)	*

Levels not connected by the same letter in the same lines, are significantly different according to student's test . NS:  $0.05 < P$ ; \*:  $0.01 < P < 0.05$ ; \*\*:  $0.001 < P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$

leaves with low K content (Fig. 28a), even exceeding 120 mg g<sup>-1</sup> for the leaves with low K content. Hexose concentrations were modified in the same way but their concentration was low compared to that of sucrose (data not shown). Note that the sucrose concentration drastically increased when the K concentration dropped below 10 mg kg<sup>-1</sup>. This pattern seemed to be independent of the sampling date, as indicated by the data overlap. Unlike mature leaves, the average hexose content of apices for the K0 treatment plants was lower than in other treatments (Table 13). The latter result cannot be statistically supported due to the transient nature of sugar content in apices and the lack of sufficient materials for replications.

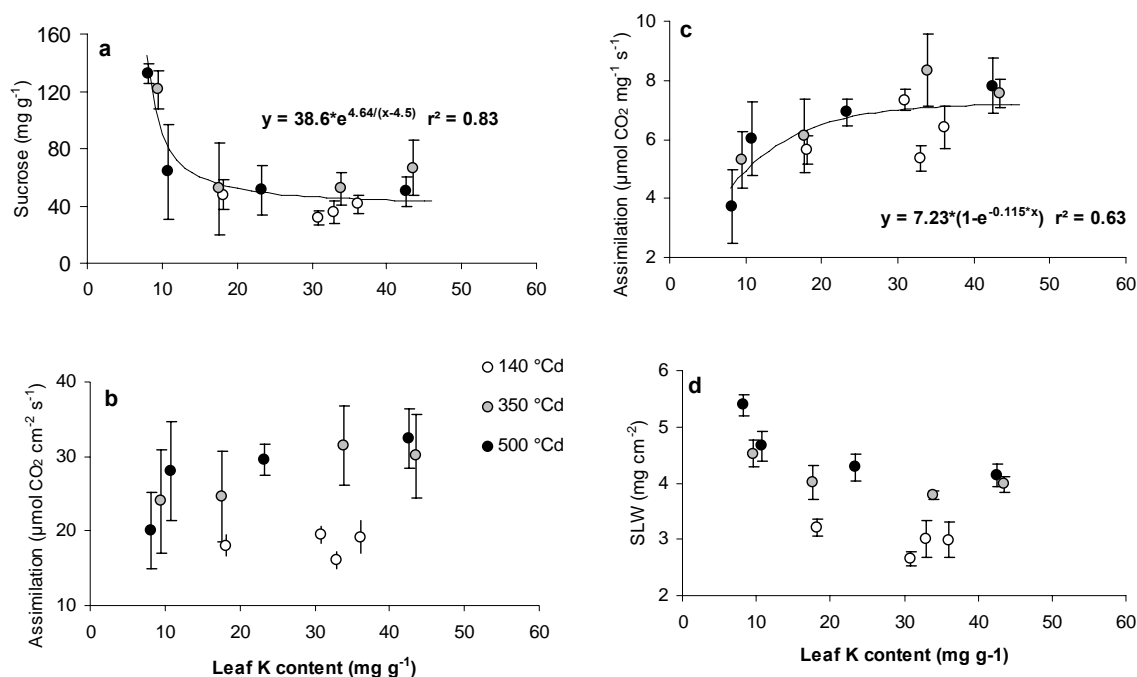


Figure 28 : Relationship between SLW (a), net assimilation at 1500  $\mu\text{mol PAR m}^{-2} \text{s}^{-1}$  on an leaf area basis (b) or on leaf DW basis (c), sucrose in the first fully expanded leaves (d), and average potassium concentrations in leaves, for three sampling dates (140, 350 and 500 °Cd). Each dot represents the mean values for each treatment. Vertical bars are confidence intervals at  $P=0.05$ .

### *Plant leaf area and leaf size*

Plant leaf area was significantly ( $P<0.05$ ) affected by K treatments at 40 and 50 DAE (Table 14). At the end of the experiment (50 DAE) leaf area for K0 plants had a reduction of 62% compared to those for K3 treatment, while K1 had only 21 % reduction. Treatments K0 and K1 resulted in similar leaf K concentration but differed strongly in leaf area.

Treatment effects on plant leaf area were due to both leaf number and size. Plant leaf number at 50 DAE decreased gradually by 17% for K3 to K0 (Table 14). Mean area of mature leaves decreased by 41% for K3 to K0. This effect was more pronounced in vegetative branches (-55%) and fruiting branches (-56%) than on the main stem (-32%) (data not shown). Consequently, K deficiency affected leaf size more than leaf number. The effect on leaf number was not due to main stem node number but to the number of nodes present on branches.

The effect of K deficiency on leaf size was already significant at leaf emergence ( $P<0.05$ ) (Table 14). It appears that the reduction of the final size of leaves was already pre-determined before emergence because the relative expansion rate (RER) of leaves from emergence to the fully expanded state was identical for the different treatments (Fig. 29a). RER was maximal at

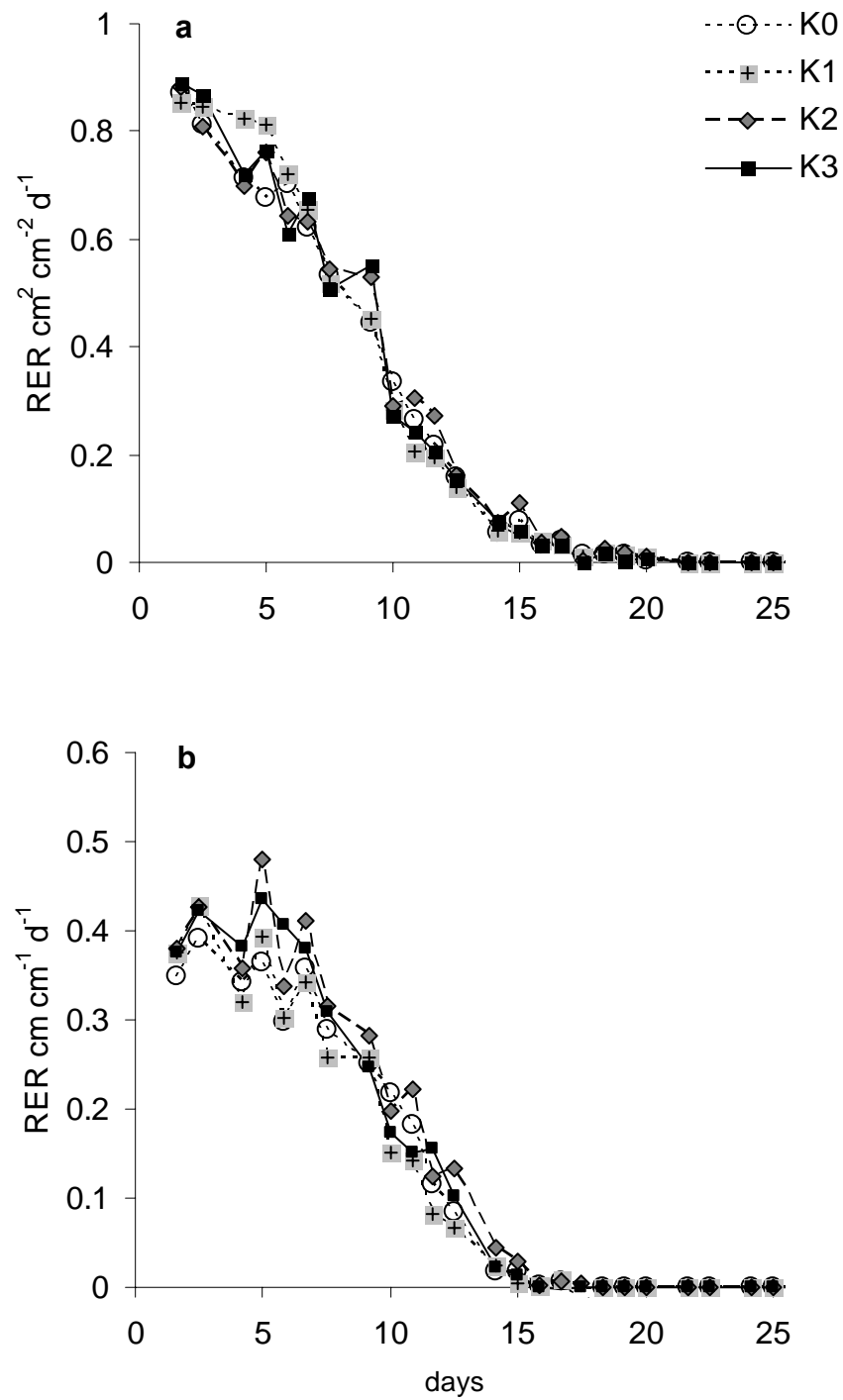


Figure 29 : Time course of relative expansion rate of leaf area (a) and internode length (b) from apical bud emergence to end of growth according to 4 K treatments.

emergence and then declined linearly, attaining zero (constant leaf size) after 15 days. These kinetics can also be interpreted as slightly sigmoidal.

Relative leaf area (K0/K3) was not the same among different axes on the shoot (Fig. 30). Reduction was greater on branches than on the main stem (70% vs. 30 to 40 % from 30 DAE onwards). On fruiting branches, leaf area reduction was greater than 60% throughout, whereas on vegetative branches reduction was initially similar to that on main stem, but then increased and attained values similar to those on fruiting branches.

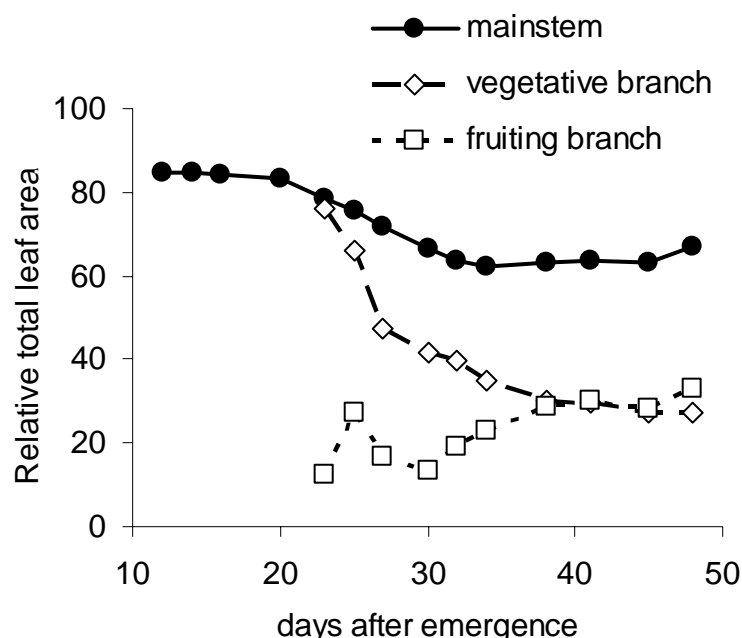


Figure 30 : Time course of relative total leaf area (K0/K3) on main-stem, vegetative and fruiting branches.

### *Specific leaf weight*

At 20 DAE, plants from all treatments had an average specific leaf weight (SLW) value of  $3 \text{ mg cm}^{-2}$ . At 40 and 50 DAE, SLW ranged from 5.4 to  $3.9 \text{ mg cm}^{-2}$  (Fig. 28d). Treatments with low K contents (K0 and K1) increased SLW at 40 and 50 DAE, and SLW increased at leaf K concentrations  $< 10 \text{ mg g}^{-1}$ , similar to sucrose concentration (Fig. 28a).

### *Main stem and branch internode development*

Node number on the main stem at the end of the experiment was not affected by K treatment (Table 14). There was a significant ( $P < 0.05$ ) reduction in node number on branches, as exemplarily shown for the 3rd vegetative branch and the 5th fruiting branch.

Internode length at emergence was greatest for K3 and smallest for K0 plants ( $P < 0.05$ ), with K1 and K2 being intermediate (Table 14). This represents a size reduction for K0 internodes length by 25 % compared to control.

Time course of RER (Fig. 29b) showed that internodes had the same expansion duration of 16 days among treatments. After emergence RER was initially stable and then decreased. The initial level of RER (RERmax) was slightly but significantly ( $P < 0.05$ ) lower for K0 and K1 treatments as compared to K2 and K3 (Table 14). During later phases of internode expansion no differences in RER were observed among treatments. These results for internodes differed from

Table 15 : Total and leaf water content at 50 DAE and potentials (MPa) according to the potassium concentration in nutrient solution. Means with the same letters are considered not to be different at  $P = 0.05$ .

	K0	K1	K2	K3	student test ( $P < 0.05$ )
Total water content (%)	87.05 (b)	87.84 (ab)	88.15 (a)	88.09 (a)	*
Leaf water content (%)	81.92	82.01	82.50	82.72	NS
$\Psi_o$ at 20 DAE	- 0.91 (ab)	- 0.95 (a)	- 0.87 (b)	- 0.89 (b)	*
$\Psi_o$ at 40 DAE	- 1.31 (a)	- 1.04 (b)	- 1.07 (ab)	- 1.17 (ab)	*
$\Psi_o$ at 50 DAE	- 1.35	- 1.03	- 1.07	- 1.12	NS
$\Psi_h$ at 20 DAE	-0.65 (a)	-0.78 (ab)	-0.70 (a)	-0.92 (b)	*
$\Psi_h$ at 40 DAE	-0.92 (a)	-0.85 (a)	-0.95 (a)	-1.23 (b)	*
$\Psi_h$ at 50 DAE	-0.80 (a)	-0.80 (a)	-0.87 (a)	-1.10 (b)	*
$\Psi_t$ at 20 DAE	0.26 (a)	0.18 (a)	0.17 (a)	-0.03 (b)	*
$\Psi_t$ at 40 DAE	0.39 (a)	0.19 (b)	0.12 (bc)	-0.05 (c)	**
$\Psi_t$ at 50 DAE	0.55 (a)	0.23 (ab)	0.21 (ab)	0.02 (b)	*

$\Psi_o$  : osmotic potential Mpa ;  $\Psi_h$  : water potential Mpa ;  $\Psi_t$  : turgor potential (calculated) Mpa . Levels not connected by the same letter in the same lines, are significantly different according to student's t.

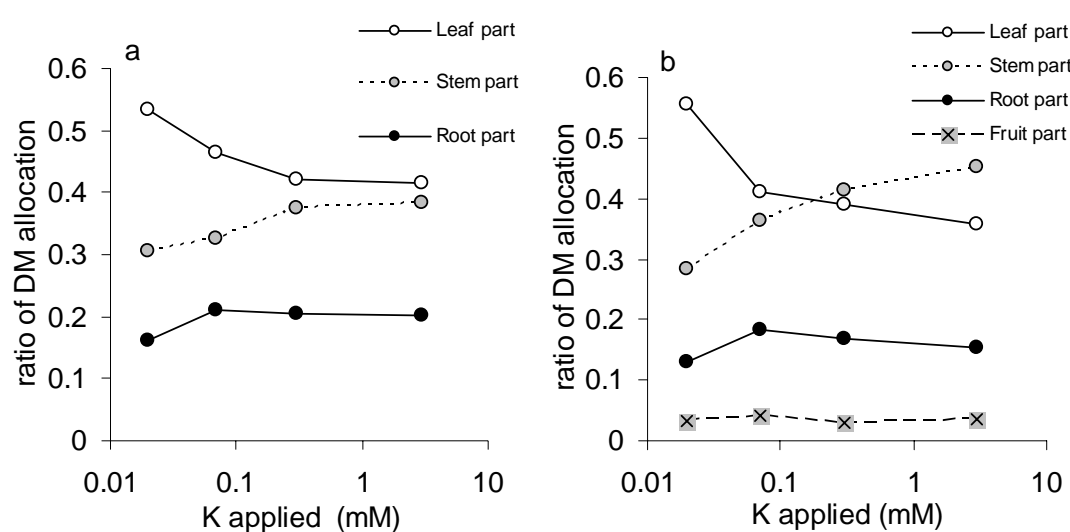


Figure 31 : average ratio of DM allocation to leaf, stem, root and fruit parts from 20 to 40 DAE (a) and 40 to 50 DAE (b) according to K applied in nutrient solutions. Each dot represents the mean values for each treatment.

those for leaves because leaves, despite significant treatment effects on size at emergence, had uniform RERmax among treatments (Fig. 29a, Table 14).

#### *Effects of K deficiency on dry matter growth and carbon partitioning*

Total plant dry matter (DM) responded similarly to K treatments and leaf K concentration as did plant leaf area (Table 14). Final total DM at 50 DAE was 51.8, 59.8 and 64.8 g plant<sup>-1</sup> for the K1, K2 and K3 treatments, respectively. In contrast, plants grown under severe K deficiency (K0) averaged only 22.7 g per plant, i.e. less than half the biomass produced in the other treatments. Detrimental effects on growth were significant ( $P < 0.01$ ) from the second measurement date on (40 DAE).

Dry matter partitioning was calculated for the periods from 20 to 40 DAE (Fig. 31a) and 40 to 50 DAE (Fig. 31b). For controls, partitioning increased for stems and decreased for roots and leaves, as frequently observed in annual plants in the course of development (Kropff and Lotz, 1993). Potassium deficiency, however, strongly decreased stem partitioning in the second observation period (Fig. 31b) and increased leaf partitioning, the effect increasing gradually with decreasing K in the culture solution. For both observation periods, only the lowest K concentration applied reduced root partitioning.

#### *Leaf CO<sub>2</sub> exchange rate*

Leaf CO<sub>2</sub> exchange rate on leaf area basis (CER) of non-K deficient plants was lower at 20 DAE than at the other dates (Fig. 28b), and no common relationship between CER and leaf K content was found across dates. When expressing assimilation rates on a leaf dry weight instead of a leaf area basis (the dependent variable being CER SLW<sup>-1</sup>), however, a common relationship emerged (Fig. 28c). Leaf mass based CER was negatively correlated with leaf K concentration ( $R^2 = 0.63$ ,  $P < 0.05$ ). Although it cannot be ascertained that the response was linear, it was more gradual than that observed for SLW (Fig. 28d) and leaf sucrose concentration (Fig. 28a).

#### *Water relations*

Plant water content, as measured at the whole-plant scale, was the same for treatments K1, K2 and K3 and decreased linearly along the experiment from 92 to 89 % (data not presented), a phenomenon commonly associated with the increase of structural biomass as plants develop. The water content of K0 plants followed the same temporal trend, but values were significantly ( $P < 0.05$ ) lower by 1% (data for 50 DAE), a common observation on K-starved plants in the field (Leigh and Wyn Jones, 1984). At the leaf level, no significant differences in water content were observed.

Leaf water potential ranged from -0.65 to -1.23 Mpa, with K-starved plants having significantly ( $P < 0.05$ ) higher values than controls at the three sampling dates (Table 15). Leaf osmotic potential ranged from -0.87 to -1.35 MPa, with significant differences ( $P < 0.05$ ) observed in some cases, but no consistent trends across K treatments, due to sugar and cations compensation.

The leaf bulk turgor calculated from osmotic and water potentials ranged from -0.05 to 0.55 MPa and showed significant increases ( $P < 0.01$  for 40 DAE,  $P < 0.05$  for the other dates) under K deficiency. According to these calculations, turgor of controls was around zero and that of K-starved plants between 0.26 and 0.55 MPa. Indirect measurement of turgor as performed here is prone to systematic errors (Balling and Zimmermann, 2006) and thus should not be



interpreted in terms of absolute levels. The strong increase in turgor under K deficiency observed for all dates, however, can be considered as valid trend information.

Soluble sugar accumulation in K deficient leaves over-compensated osmotic loss caused by K depletion (Tables 13 and 15). Total molarity of K0 plants (361 mM at 50 DAE) was significantly ( $P<0.001$ ) higher than that of all other treatments. Sugar contribution to osmolarity was 41 % for K0 plants, 16.2 % for controls, and intermediate for the intermediate K treatments ( $P<0.01$ ). Consequently, K deficiency did reduce overall molarity of cations in the leaf, but did not decrease total solute molarity due to soluble sugar accumulation. This is consistent with the stability of osmotic potentials observed among treatments (Table 15). In fact, leaf osmotic potential was negatively correlated with total molarity following the equation  $Y \text{ (MPa)} = -0.245 - 3.00 X \text{ (mM)}$ ;  $R^2=0.93$ ;  $N=4$ .

## Discussion

### *Critical leaf concentrations of K*

This experimental study aimed at characterizing growth, development, Amax, assimilate partitioning and water/osmotic relations for a wide range of K supply in vegetative cotton plants. The observed K concentrations in leaves, 8 to 42 mg g<sup>-1</sup> at the end of the experiment, were similar to those recorded in comparable experiments on cotton (Brouder and Cassman, 1994; Bednarz and Oosterhuis, 1998). The K concentrations in the most deficient plants (K0) had levels that are considered critical for growth (Leigh and Wyn Jones, 1984; Bednarz and Oosterhuis, 1999; Reddy and Zhao, 2005). Conversely, judging from observed leaf K concentrations and critical levels according to literature, the K2 and K3 treatments can be considered *a priori* as non-limiting, and K1 plants were non-deficient until 40 DAE and slightly deficient thereafter.

The *a priori* classification of treatments was supported by their observed effects on the plant. Whereas many plant variables responded gradually to K deficiency caused by K0-K3 treatments (e.g., main-stem internode length, assimilate partitioning to leaves and stems, leaf bulk turgor potential, contribution of soluble sugars to total solute molarity in leaves, Amax), others showed a marked response specifically to K0, the severe treatment (plant DM and leaf area, SLW, plant height, leaf sucrose concentration). It thus appears that the effect of K deficiency on the plant was composed of threshold-type responses and more gradual responses over a large range of deficiency levels. A leaf K concentration of about 10 mg g<sup>-1</sup> appears to be critical for some responses. Leaf concentrations below 8 mg g<sup>-1</sup> K were not observed, possibly because the strong growth inhibition caused by such low levels prevented further dilution of absorbed K in the tissues. Similar leaf K critical concentrations were found on cotton at flowering stages on cotton (Singh *et al.*, 1992).

### *K deficiency effects on plant growth and morphology*

Comparison between main stem and branches is slightly biased as main stems are younger than branches so they developed their first leaves earlier. They have been growing under less K deficient conditions. But the first leaves on main stem are the smallest and their contribution to total main stem leaf area is small.

The strong reduction of plant leaf area, by 62% in K0 plants, was largely caused by reduced leaf size (41%) and to a lesser degree by leaf number (17%). The reduction in mean leaf size was greater on distant (branches) than in proximal (main axis) organs, and leaf and internode number were only reduced on branches but not on the main stem.

Similar to leaves, internodes were more reduced in length than in number, and length reduction was greater on branches than on the main stem. This might be an apical-dominance effect of K deficiency, a topological distance effect (Muller *et al.*, 1998), or a result of assimilate transport restrictions to distant and/or heterotrophic organs, as indicated by soluble-sugar accumulation in source leaves.

Under K deficiency, main stem leaves probably received more light than those on branches because branches were short and their leaves small, giving the plant a narrower shape. Fruiting branches had the most severe leaf area reduction. This phenomenon may be due to their position, these organs growing in the middle of the plant's crown in the shade of the uppermost leaves. If it is true that assimilate transport is restricted under K deficiency, and consequently, the incremental assimilate pool of the plant is not shared freely among sinks, it can be assumed that the growth of branches and resulting fruiting sites is subject to increased competition. Therefore, potassium deficiency affects source/sink relationships and assimilate partitioning ratios among organs.

#### *Dynamics of individual leaf and internode growth*

According to Granier and Tardieu (1998), leaf area (or internode length) expansion can be separated in two phases of about equal duration, one with slow absolute expansion rate and high RER and one with high absolute expansion rate and low RER. The former is the exponential expansion phase (linear relationship between time and the logarithm of leaf area), where relative expansion rate is maximal. The second phase is characterised by a decline in RER. Previous cell division thereby sets the potential expansion rate through number of cells, and cell expansion drives leaf area expansion directly. During the first phase, cell division activity is intense and begins to decrease before the end of the phase. During the second phase, leaf area increase is accelerated because cell expansion is the dominant process. This model obtained on pea, maize and sunflower by Tardieu *et al.* (1999) can be applied to our results.

Both leaf area and internode length were affected by K treatments by a reduction in size already at emergence. This was associated with uniform RER<sub>max</sub> regardless of treatment for leaves, whereas a slight but significant ( $P < 0.05$ ) reduction of RER<sub>max</sub> was observed for K1 and K2 on internodes.

Internodes are heterotrophic organs whereas leaves are autotrophic. Even if leaves only become fully autotrophic at 80 °Cd after emergence (Constable and Rawson, 1980), they depend less on assimilate import. This distinction might explain the insensitivity of RER<sub>max</sub> to K treatment in leaves. Our results indicate that the reduction of individual leaf area was determined early, before the leaf emerged from the apical bud. It thus appears that final leaf size was determined during early leaf development, and was therefore probably related to cell division activity (Granier and Tardieu, 1998). K deficiency thus probably affected leaf “pre-dimensioning” during early development, and not the expansion process itself.

Applying this set of hypotheses to internodes, we suggest that K deficiency affected early organ development in much the same way as it affected leaves, but in addition, internode RER<sub>max</sub> was also sensitive to K deficiency. This might be explained by the heterotrophic nature of the organ, because expansion requires assimilates translocation.

Two different hypotheses have been put forward to explain the sensitivity of organ expansion rates to environment, carbon budget and cell wall extensibility, the latter being effective only if turgor pressure is sufficient. Crop models commonly use carbon resources to drive leaf size dynamics and specific leaf weight (examples: Cotons®, EPIC, CERES). The second hypothesis is based on regulation of cell wall extensibility and turgor pressure, the driving force of cell expansion (Lockart, 1965; Mengel and Arneke, 1982).

A combination of both hypotheses was developed for EcoMeristem, a more detailed model of morphogenesis and phenotypic plasticity (Luquet *et al.*, 2006). This model distinguishes between a pre-dimensioning phase and an expansion phase for each organ. It is thereby assumed that organ pre-dimensioning is driven by the plant's assimilate status through sugar signalling to the meristems (Xiao *et al.*, 2000). The subsequent organ expansion process may then be slowed by water deficit or assimilate shortage, depending on conditions, but final organ size is not further affected.

The present results suggest that neither assimilate supply nor turgor limited leaf growth under K deficiency during the second, rapid expansion phase after organ emergence, because leaf soluble sugar concentration and bulk turgor were both increased by K-starvation. In fact, sugar accumulation osmotically over-compensated tissue deficiency of K. This is a common trend reported for K deficient organs (Pujos and Morard, 1997; Henning, 2003) known as sugar compensation (Scherer and Schubert, 1982 ; Huber, 1984; Pettigrew, 1999 ), mainly involving sucrose (Talbot and Zeiger, 1998; Pretorius *et al.*, 1999). Hexoses, however, were also reported to contribute to osmotic adjustment (Turner, 1997; Trouverie *et al.*, 2003; Roitsch and Gonzales, 2004; Rognoni *et al.*, 2007). The low water potential observed in non-deficient (K3) treatments may be a result of the positive effect of K on stomatal conductance (Pervez *et al.*, 2004), and therefore transpiration rate (not measured in this study).

#### *Carbon dioxide assimilation, transport processes and sugar accumulation*

Leaf photosynthetic rates were measured  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (PAR). This light intensity was close to saturation and the observed rates can be considered maximal (Amax). Amax was only reduced in K0 treatments at 40 and 50 DAE. Many studies have shown that K deficiency depresses photosynthesis (Pettigrew and Meredith, 1997; Bednars and Oosterhuis, 1999) through stomatal conductance (Pervez *et al.*, 2004) or electron transport (Weng *et al.*, 2007). These reports compared severe deficiency levels with controls. In our study, K2 treatment had the same Amax as K2 and K3 whereas growth (leaf area, specific leaf weight, dry matter partitioning) were affected by the treatment. Thus, Amax may not be the most sensitive process to K deficiency.

Specific leaf weight of cotton is known to vary according to genotype (Lacape, 1998), growth stage (Reddy *et al.*, 1989) and carbon supply/demand (Baker *et al.*, 1983). It also increases under water deficit in some crops (Tardieu *et al.*, 1999; Liu and Stützel, 2004). In our experiment, SLW increased with K deficiency. The present SLW values were in the same order of magnitude as those obtained by Reddy *et al.* (1989) on different cotton varieties in field experiments, and the K effect was the same as reported by the Pettigrew (1999). Starch was not measured but soluble sugar accounted for approximately 15% the SLW increase. If this accumulation resulted from limited cell expansion or inhibition of sugar transport cannot be derived directly from the data.

DM partitioning revealed that K deficiency affected partitioning early (between 20 and 40 DAE) even for moderate K deficient plants (K1). Deficient plants allocated a higher proportion of DM to leaves. This means that leaves exported less assimilates. Because all DM (except seed reserves) originated from green leaves, it thus appears that even before leaf photosynthesis was affected, or at K concentrations that did not limit photosynthesis, export of assimilates was already affected.

Deficient plants had also higher SLW and severely deficient plants had a lower root/shoot dry weight ratio. This pattern is different from that caused by drought stress. Sharp *et al.* (1990) and XiaoYuan *et al.* (2004) observed increased SLW and an increase in root/shoot ratio under drought. Moderate water stress causes leaf growth inhibition (Passioura, 1979), but photosynthesis is maintained. Reduced demand for assimilates in leaves enables osmotic

adjustment and increased sugar allocation to other organs. Similar adaptive mechanisms, in terms of carbon allocation to capture organs, have also been observed for other soil-borne resource deficiencies, such as N and P (Hermans *et al.*, 2006), but not for K. The different signature of K, as far as partitioning is concerned, may be caused by the fact that K is essential for transport processes (Cakmak *et al.*, 1994) and thus essential for regulation of assimilate partitioning.

*Are K deficiency effects on morphology related to sugar signalling?*

If it is true that K deficiency affected final organ size primarily during organ differentiation and not (or less) during expansion, it is unlikely that assimilate shortage was directly limiting because the assimilate requirements during growth before organ emergence are small. On the other hand, the observed occurrence of organ size reduction (leaves, internodes) with increasing distance from the main assimilate source (top leaves on main stem), as well as the accumulation of sugars in these leaves, suggests that assimilate transport was indeed key to the morphological changes.

The concept of sugar concentration as a morphogenetic signal to developing organs (Black *et al.*, 1995; Roitsch *et al.*, 2000; Roitsch and Gonzales, 2004; Waclawovsky *et al.*, 2006) may resolve this apparent contradiction, although it remains hypothetical here.

Cells of meristematic and growing tissues require hexoses for growth and development. These are provided by cell-wall invertase (CIN) controlled hydrolysis of sucrose delivered to these sites (Ji *et al.*, 2005), the CIN in turn being regulated by the local, apoplastic sucrose concentration. In the case of K-starved plants, transport restrictions for sucrose might cause low concentrations in organ primordia and thus restrict organ development through sugar signalling. Further research is needed to confirm this hypothesis, such as an experimental demonstration of low apoplastic soluble sugar concentrations in developing tissues, reduced CIN activity and reduced final cell number of organs under K deficiency.

# SYNTHESE ET CONCLUSION

## Une étude sur les effets d'une carence en K sur cotonnier : pourquoi et comment?

### *Rappel de la problématique et des objectifs poursuivis*

Les cas de carences en K sur cotonnier se multiplient en Afrique sub-saharienne. Les causes recensées sont liées à la nature du sol et du climat, à une évolution du marché mondial défavorable aux prix du coton et favorable aux prix des intrants, aux façons culturales, aux choix variétaux et plus généralement aux systèmes de cultures. Dans un tel contexte où il apparaît peu probable que les teneurs en K dans les sols puissent être significativement ou rapidement redressées, il importe de mieux comprendre comment ces situations de carence se manifestent au cours du cycle de végétation, c'est-à-dire de décrire et d'analyser les réponses morphologiques (croissance et développement) du cotonnier à des teneurs en potassium sub-optimales, au stade végétatif, et de trouver les principaux mécanismes physiologiques en cause. On rappelle ici que ceci constitue l'objectif général de cette thèse. La compréhension globale de la réponse de la plante à une carence en K poursuit des objectifs fondamentaux et opérationnels.

Sur le plan fondamental, on s'interroge encore sur l'enchaînement, dans le temps, des réponses des plantes à la carence en K, sur leurs liens ainsi que sur l'existence d'une relation entre le niveau d'alimentation en K et les types de réponses. L'analyse bibliographique relative à la description des réponses des plantes aux stress en potassium ne permet pas de dresser le « scénario-type » de la carence. Les raisons sont multiples : situations expérimentales contrastées, niveaux de carences variés, variabilité intra et interspécifique, échelles d'investigation variées (cellule, organe ou plante), études à des stades culturaux hétérogène, manque de références sur les teneurs en potassium dans les organes, absence de modèles mécanistes ou même conceptuels à l'échelle de la plante etc. ... Les rares modèles actuels manquent ou bien de généralité (approche empirique pour la détermination des teneurs en K critiques, des règles d'allocation, absence de feed-back, etc. ...) (Greenwood et Karpinets, 1997) ou bien concernent les cellules, une échelle très éloignée de la plante entière et du peuplement (Leigh et Wyn Jones, 1984).

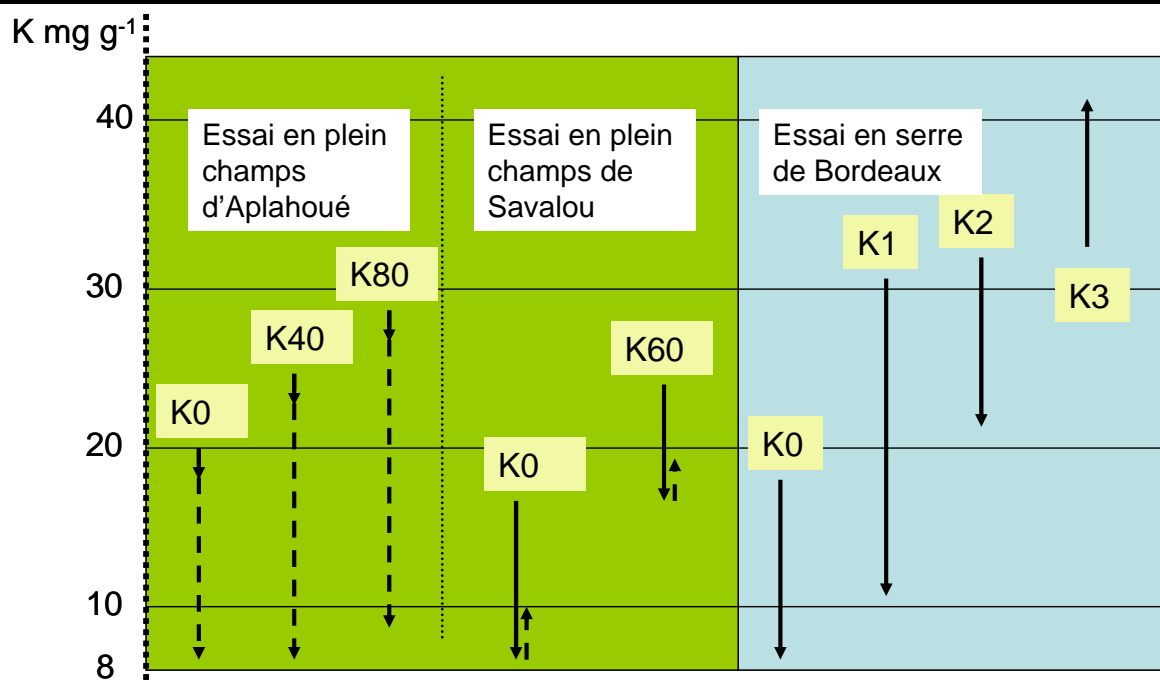
Notre objectif scientifique est, on le rappelle, de contribuer à un modèle conceptuel de simulation de croissance du cotonnier permettant de mettre en relation un statut K de la plante avec des règles de croissance des principaux organes, basé sur des mécanismes physiologiques.

Sur le plan opérationnel, l'intégration des effets d'une déficience en K dans les modèles de simulation d'une culture de cotonnier devrait contribuer, en complément des essais agronomiques, à (i) la conception et à l'évaluation d'itinéraires techniques en conditions de fertilité limitante en potassium, (ii) l'amélioration des calculs des potentialités agro-pédo-climatiques (iii) l'optimisation de la fertilisation potassique et (iv) l'orientation des efforts de sélection variétale.

Les hypothèses testées concernent les effets d'une carence en K sur la croissance foliaire, les effets successifs potentiels attendus sur le reste de la plante, la succession des réponses de la plante face à une offre en K de plus en plus limitées, les déterminants écophysiologiques de ces réponses, notamment le rôle du K sur les variables « eau » et « sucre » de la plante.

Tableau 16 : Caractéristiques des essais constituant le dispositif expérimental

	Aplahoué 2004			Savalou 2005		Serre 2006			
Type d'essai	Culture pluviale			Culture pluviale		hydroponie			
Nombre traitements K	3			2		4			
	K0	K40	K60	K0	K60	K0	K1	K2	K3
K milieu mmol kg <sup>-1</sup> sol	0.8	1.1	1.1	1.2	1.9				
K milieu mmol l <sup>-1</sup> solution						0.02	0.07	0.3	3
Densité (plant m <sup>-2</sup> )	3.5			5.7		0.5			
Durée (jours)	90			90		50			
Durée (°Cj <sup>-1</sup> base 13)	1066			1056		500			
Rg cumulé (MJ/m <sup>2</sup> )	1416			1525		175			
Pluviométrie (mm)	413			282		Non applicable			
Statut minéral	[K, Ca, Mg, Na] feuilles, [K, Ca, Mg, Na] tiges								
Variables de croissance communes	surfaces foliaires individuelles, biomasse aérienne, biomasse racinaire, hauteur								
Variables de développement communes	nombre de feuilles, nombre de nœuds tige principale, sénescence des feuilles								
Variables spécifiques	Taux d'abscission des boutons floraux			Taux d'abscission des boutons floraux		Amax, Gs, Ci/Ca, densité surfacique, [sucre] <sub>fls</sub> , [sucre] <sub>apex</sub> , MS <sub>racinaire</sub> , architecture aérienne, RER <sub>fls</sub> , RER tige principale			



## ***Choix méthodologiques***

Les principaux choix concernant les dispositifs et les méthodes ont été dictés par la nécessité de disposer d'un gradient de carence en K au niveau des racines et dans la plante, de nous soustraire de tout autre forme de stress pouvant interagir avec le K, d'aboutir à un modèle conceptuel des effets du K sur la croissance et le développement du cotonnier, et de garder un ancrage fort avec le terrain et ses contraintes culturelles. Pour ces raisons, l'échelle d'étude privilégiée de nos recherches est celle de la plante, qui représente un système de taille et de complexité intermédiaire entre ceux, également étudiés, de l'organe où siègent les processus physiologiques explicatifs décrits abondamment dans la bibliographie, et du peuplement où s'ajoutent les interactions entre plantes mais où la modélisation des processus est en général plus empirique.

L'ensemble des dispositifs sur lequel repose ce travail est constitué par des essais de plein champ, répétés deux années de suite (Aplahoué 2004, Savalou 2005), et par une expérimentation en conditions contrôlées (serre INRA Bordeaux 2006). Ces essais ont un certain nombre de points communs et de caractéristiques propres résumées dans le tableau 16. Les essais au champ ont permis de caractériser l'effet d'un stress K sur la croissance et le développement des plantes, tandis que l'essai en conditions contrôlées a en plus permis de tester des hypothèses sur les mécanismes physiologiques touchés par la carence. Les essais au champ ont subi l'effet plus ou moins sévère de périodes de sécheresse, et les variables-clé mesurées ou calculées (LAI, RUE, R/S ...) doivent être replacées dans ce contexte.

## **Rappel des résultats**

Les résultats présentés dans cette thèse ont fait l'objet de 3 articles reproduits plus haut et deux communications. Ne figurent dans ce chapitre que les résultats qui ont été publiés ou soumis à publication (3 articles) et qui sont utiles à la démonstration de nos conclusions.

## ***Comparaison des carences en K***

Du fait des conditions de culture différentes entre les essais, le statut du K des plantes est variable. Même au champ, les teneurs en K foliaire pour des traitements sans apport de potassium (K0) n'ont pas évolué de la même façon. La figure 32 rassemble les dynamiques des concentrations en K par traitement. Les deux traitements carencés (K0) de l'essai au champ de Savalou et de l'essai en hydroponie de Bordeaux ont des teneurs en potassium foliaire qui fluctuent entre 8 et 15 mg g<sup>-1</sup>. En revanche, à Aplahoué la concentration foliaire du traitement K0 est d'environ 20 mg g<sup>-1</sup> jusqu'à 600 °Cj puis chute ensuite progressivement jusqu'à 8 mg g<sup>-1</sup>. K0 de Savalou et Bordeaux constituent bien des traitements fortement carencés mais K0 d'Aplahoué s'apparente plus à une carence modérée comme le traitement K1 de l'essai de Bordeaux. Il est intéressant de noter que dans aucun essai les concentrations foliaires ne sont descendues au dessous de 8 mg g<sup>-1</sup> ce qui laisse penser qu'en dessous de ce seuil le blocage de la croissance est tel qu'il empêche toute nouvelle dilution.

Les concentrations maximales en K foliaire montrent une très nette différence entre les essais au champ et celui en conditions contrôlées, ce qui s'explique par sa concentration maximum en K dans la solution nutritive qui est très forte et sans équivalent au champ. Les valeurs maximales des teneurs en K sont de 42 mg g<sup>-1</sup> alors qu'elles n'atteignent que 25 à 30 mg g<sup>-1</sup> en conditions de plein champ. Cette concentration est très élevée et peut s'apparenter à une consommation de luxe étant donné qu'aucune différence de fonctionnement n'est observée avec le traitement K2 qui a des concentrations en K inférieures. Ce phénomène a déjà été décrit pour

le cotonnier (Reddy *et al.*, 2000). A ces différences de teneur s'ajoute une durée de vie différente des plants. L'essai de Bordeaux a duré environ  $500\text{ }^{\circ}\text{Cj}^{-1}$  alors que les essais de plein champ ont duré environ le double ( $1000\text{ }^{\circ}\text{Cj}^{-1}$ ) ce qui représente un âge suffisamment avancé pour que le développement fructifère ait été affecté par la carence en K (abscission fructifère). En conséquence, des phénomènes de compensation au profit du développement végétatif ont pu être mis en œuvre. Ceci pourrait expliquer que la surface foliaire moyenne des plants carencés à Aplahoué ait été inférieure au témoin avant  $500\text{ }^{\circ}\text{Cj}^{-1}$  soit devenue supérieure par la suite.

### *A l'échelle de la plante*

Notre étude a confirmé le rôle important joué par le K sur la mise en place de la surface foliaire. Cet effet a été observé sur tous les dispositifs (au champ et en serre). Pour autant, les organes hétérotrophes pour le carbone (tiges, racines, bourgeons) n'ont pas profité, même à court terme, de cette baisse de la croissance foliaire, comme cela peut s'observer lors de stress P ou hydriques (Tardieu *et al.*, 1999b). Au contraire, dans tous les essais, les **règles d'allocation de la biomasse sont nettement modifiées au détriment des organes hétérotrophes**.

La baisse relative de la surface foliaire des plants carencés est à la fois imputable à un moins grand nombre de feuilles, associé à une réduction de la taille individuelle des feuilles. Nous avons estimé que, sur la période de développement végétatif, **la baisse de la surface foliaire était redevable de 60 à 70 % de la baisse du nombre de feuilles dans les essais au champ et de 40 à 50 % dans l'essai en serre**. Cet écart entre expérimentations vient très probablement des conditions variées de durée et de carence en potassium vécues par les cotonniers. La prise en compte des 3-4 premières feuilles émises dans les calculs des baisses relatives de la surface foliaire totale et du nombre de feuille constitue un biais. Ces organes sont néoformés dans la graine et ont donc un potentiel de croissance indépendant des traitements. Ce biais a moins d'impact sur la baisse relative de la surface foliaire car leur contribution à la surface foliaire totale est faible. Ce biais est d'autant plus important que la durée d'expérimentation est courte.

Les réductions en nombre et en taille des feuilles sont plus importantes sur les branches que sur la tige principale, sur laquelle le rythme d'émergence n'a pas été perturbé. Cet effet se manifeste même en conditions hydriques limitantes et pour des niveaux de carence modérés. La baisse de surface foliaire est un fait largement décrit dans la littérature (Pettigrew et Meredith, 1997; Jordan-Meille et Pellerin, 2004), mais les effets sur les autres organes sont plus disparates. De plus, la décomposition de la diminution de surface entre taille finale et nombre de feuilles représente un résultat plus original, d'autant qu'il a été quantifié.

Quelle que soit l'expérimentation, la biomasse totale des plantes est aussi largement affectée par la carence ( $\text{MS K0} / \text{MS Kref} = 0.88$  et  $0.64$  respectivement pour les essais d'Aplahoué et de Savalou). Dans les expérimentations de plein champs, **la diminution de biomasse s'explique entièrement par la diminution de rayonnement intercepté**, quel que soit le niveau de carence en K. Les valeurs de RUE sont faibles ( $0.4$  et  $1\text{ g/MJ}$  respectivement sur chaque site) car probablement affectées par la contrainte hydrique mais aucune différence significative entre traitement n'est apparue. En serre, le RUE subit les effets dépressifs de la carence en K mais uniquement pour les situations extrêmes (Table 12).

### *A l'échelle de l'organe*

En serre, nous avons pu mesurer, sur des feuilles adultes, une nette **augmentation du SLW**, de l'ordre de  $33\%$  (Table 12) et significative à 40 DAE. (Pettigrew et Meredith, 1997) avait observé une telle augmentation sur des cotonniers carencés qui présentaient une surface foliaire réduite mais une biomasse totale identique.



L'analyse de la croissance des feuilles a montré que les vitesses d'allongement relatives ( $\Delta$  allongement / longueur totale) ne varient pas entre les traitements. Or, les durées de croissance étant égales par ailleurs, la taille finale réduite obtenue sur les plantes carencées ne peut dès lors s'expliquer que par une **taille initiale des organes à l'émergence des bourgeons réduite**. Cette déduction est confirmée par les mesures de taille initiale des feuilles, mais il est probable qu'une observation plus fine des primordia aurait confirmé cette hypothèse. Ce résultat original tend à montrer que la carence en K n'affecterait pas *a priori* l'expansion cellulaire, et que si la division est affectée, c'est à un stade précoce, avant que nos premières mesures n'aient été réalisées. Des mesures d'allongement relatif des entre nœuds montrent une différence significative dans les tous premiers stades, correspondant à la période où l'allongement est majoritairement lié à la division cellulaire.

### ***Effet biophysiques et biochimiques de la carence en K***

C'est au niveau biochimique qu'apparaissent les premiers signes de la carence en K : diminution de la concentration en K dans les plantes, augmentation de cations "compensateurs" et surtout une **accumulation des sucres solubles dans les feuilles adultes**. Dans l'essai en serre, en l'espace de 20 jours, le taux de sucres solubles y est multiplié par 2, le saccharose étant majoritairement responsable de cette accumulation. Les différences de concentration en saccharose sont significatives avant-même que les effets sur la surface foliaire ne le soient (Tables 11 et 12). Parallèlement, des mesures de sucres solubles dans des organes en croissance (apex racinaires, jeunes feuilles) montrent de faibles concentrations pour les plantes carencées. Les sucres associés aux autres cations inorganiques s'accumulent dans les feuilles carencées en K et les mesures effectuées de potentiel osmotique montrent une relative **indépendance de ce potentiel vis-à-vis de l'alimentation en K**, y compris à des niveaux de forte carence en K. Concernant le fonctionnement de la photosynthèse, les mesures d'échanges gazeux corroborent les calculs de RUE : **l'assimilation du CO<sub>2</sub> ne baisse qu'à de forts niveaux de carence**, sous le double effet d'une baisse de conductance stomatique et d'une réduction de la vitesse de carboxylation (Figures 22 à 25).

Globalement, nos résultats convergent entre tous les essais et mettent l'accent sur les effets de la carence en K sur la croissance foliaire plutôt que sur la capacité du peuplement à transformer la lumière interceptée en biomasse. Nos résultats relativisent l'importance accordée au K dans la photosynthèse (conductance stomatiques, respiration, carboxylation...) en revanche ils démontrent à quel point la répartition des assimilats et la croissance des feuilles sont sensibles à la carence en potassium.

### **Mécanismes physiologiques concernés par la carence en K**

Les résultats obtenus au cours des expérimentations permettent de tirer les conclusions suivantes:

i) **Les fonctions biophysiques du K, relatives à son rôle d'osmoticum, ne sont pas intervenues ou ont été compensées de telle sorte qu'elles ont joué un rôle secondaire sur les diminutions de croissance observées.** Les résultats qui soutiennent cette conclusion sont les suivants:

- l'expansion cellulaire n'a pas été mesurée mais l'absence d'effet de la carence en K sur l'accroissement relatif des feuilles après émergence nous laisse penser que ce mécanisme n'a pas été réduit

- la baisse du potentiel osmotique consécutive à la dilution du K est largement compensée par la surconcentration en cations (Ca, Mg) et en sucres solubles

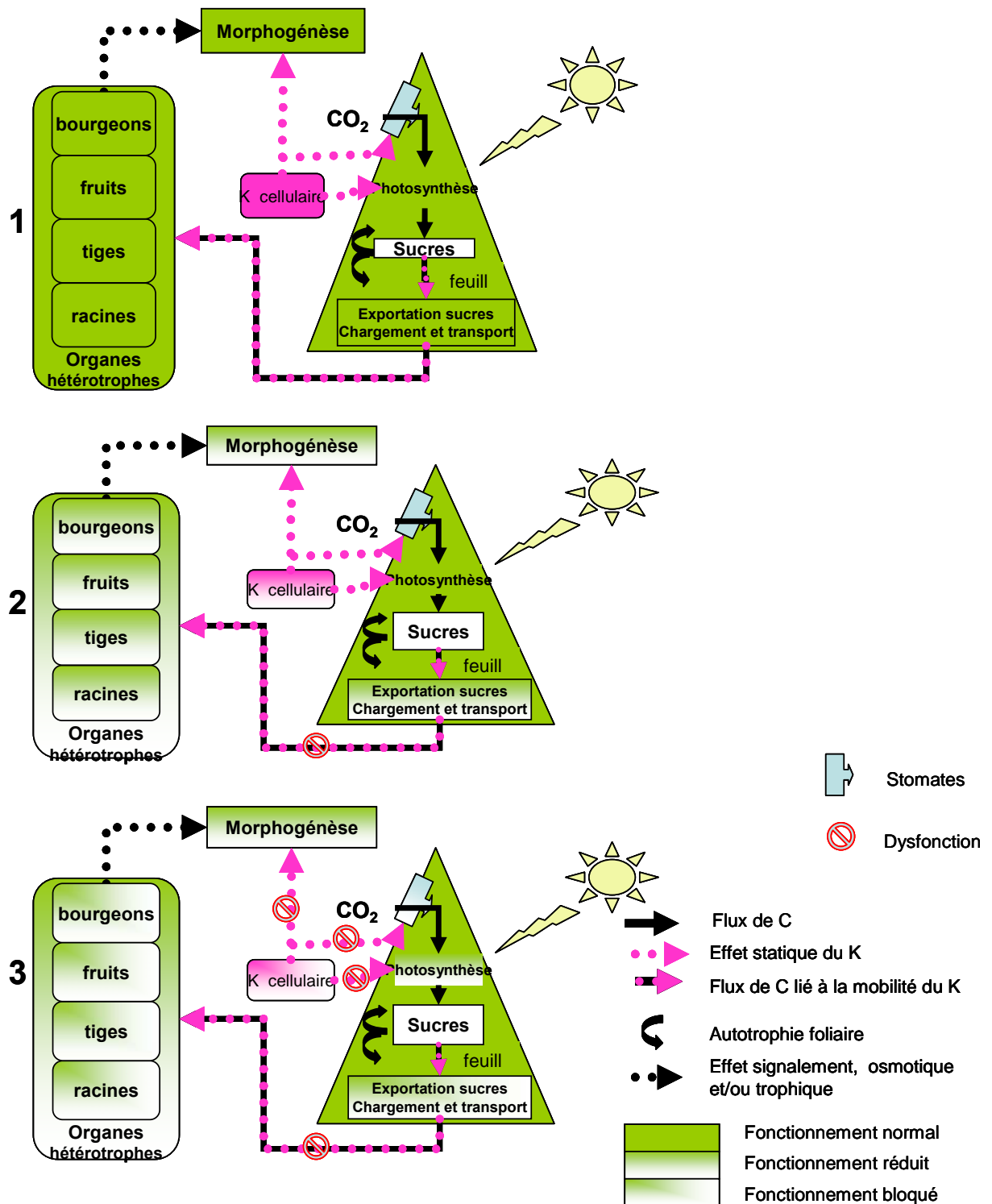


Figure 33 : schéma en trois étapes de l'effet d'une carence en potassium sur le fonctionnement photosynthétique et la circulation du carbone dans la plante.

- bien que le fonctionnement des stomates ait été perturbé pour de fortes carences, la sur-concentration en sucres solubles dans les feuilles adultes prouve que ce phénomène n'a pas été le plus limitant pour la fourniture des assimilats à l'échelle de la plante. De plus, la stabilité du rapport  $Ci/Ca$  n'a pas permis de mettre en évidence une régulation stomatique de la photosynthèse des plants carencés.

ii) **L'accumulation des sucres constatée dans les feuilles adultes des plantes carencées est due à un défaut de chargement du phloème en saccharose.** Les autres hypothèses possibles, liés d'une part à un déséquilibre des fonctions d'offre et de demande en C, et d'autre part au rôle connu du K dans les processus de transformation des hexoses en saccharose ne sont pas recevables pour les raisons suivantes :

- La carence en K aurait pu agir par son double rôle sur l'expansion cellulaire: élasticité pariétale et potentiel de turgescence et bloquer ainsi la croissance foliaire. D'autres stress comme le stress hydrique (Tardieu *et al.*, 2005) ou le stress P (Mollier et Pellerin, 1999) provoquent une réduction de la croissance foliaire et une allocation préférentielle des sucres vers d'autres organes de la plante. Dans le cas du K on n'observe pas de telle adaptation mais au contraire un accroissement de la masse relative des feuilles dans la plante.

- des études ont démontré le rôle du potassium dans le maintien de la pression de turgescence nécessaire aux nombreuses divisions cellulaires dans les fruits en croissance (Dhindsa *et al.*, 1975; Ho, 1988 ). L'accumulation des sucres dans les feuilles serait dans ce cas une conséquence de la faiblesse de la demande en sucre des fruits. Hors nous observons une accumulation anormale des sucres dans les feuilles de cotonnier alors que notre expérience en hydroponie s'est limitée à la phase végétative de la croissance des cotonniers.

- les concentrations en saccharose dans les feuilles adultes sont très supérieures à celles des feuilles des plantes témoin.

- iii) **la baisse de photosynthèse mesurée aux fortes carences peut en partie s'expliquer par l'accumulation des sucres solubles.** Les phénomènes de rétro-action négative sur la photosynthèse, connus en cas d'accumulations de substrats carbonés (Goldschmidt, 1992), pourraient expliquer la baisse de la vitesse de carboxylation constatée. L'ouverture stomatique est également réduite mais les rapports  $Ci/Ca$  sont inchangés. Cela nous amène à penser que l'assimilation n'a pas été uniquement réduite par le défaut d'ouverture des stomates.

- iv) **la diminution du nombre et de la taille des primordia peut trouver son origine dans le blocage des sucres.** En effet, les molécules de sucres sont désormais reconnues non seulement comme des ressources trophiques indispensable à la création de nouveaux tissus mais également comme des signaux déclenchant des modifications de croissance dans les méristèmes (Smeekens, 1998; Rolland *et al.*, 2006; Paul *et al.*, 2007).

## Schéma général de l'effet de la carence en K

La figure 33 illustre en trois temps nos conclusions sur l'effet général de la carence en K sur le fonctionnement physiologique du cotonnier soumis à une ressource limitée en potassium.

- Dans un premier temps, le potassium est en quantité suffisante, il joue ses rôles dans l'exportation et le transport des sucres, dans le maintien de la pression osmotique nécessaire à la croissance cellulaire et donc à la morphogénèse, dans l'ouverture stomatique et dans l'assimilation du carbone lors de la photosynthèse. La plante se développe, croît normalement.
- Dans un second temps, lorsque la plante croît mais que les ressources en potassium sont limitées, la dilution du K dans les tissus végétaux en croissance se manifeste par une diminution de sa mobilité. Les fonctions remplies par cette mobilité sont nombreuses,

elles concernent la maintenance d'un rapport anion-cations dans les feuilles, le maintien de la force motrice des flux dans le xylème et le phloème et enfin le chargement du phloème dans les feuilles pour alimenter les organes hétérotrophes (Marschner *et al.*, 1996). La diminution du K entraîne une réduction proportionnelle de la vitesse de transport des assimilats comme l'a montré Cakmak (1994a) et en conséquence une augmentation des teneurs en saccharose dans les feuilles. Les organes hétérotrophes (bourgeons, tiges, racines, organes fructifères) sont donc moins bien alimentés en assimilats. Ces phénomènes sont perceptibles très tôt et déclenchent des modifications de développement dans les méristèmes (Black *et al.*, 1995) et une modification des rapports de compétition interne entre les organes (Cakmak *et al.*, 1994b). Ces dysfonctions sont responsables des modifications morphologiques (faible ramification aérienne et racinaire, réduction du nombre de feuilles, abscissions fructifère) et de croissance (réduction de la surface foliaire, de la biomasse totale et de sa répartition entre organes) que nous observons lorsque la carence est modérée en serre comme en plein champs. La réduction du transport des sucres aboutit à une augmentation de la masse spécifique des feuilles par concentration de la matière sèche et à une augmentation de la proportion des feuilles dans la biomasse totale. La turgescence ne semble pas avoir été responsable des effets observés car le potentiel de turgescence est plus élevé dans les traitements appauvris. Ce phénomène connu est en partie dû à la surcompensation par l'accumulation des sucres solubles (Henning, 2003).

- Dans un dernier temps, le potassium continue de se diluer et la chute de sa concentration dans les vacuoles entraîne des dysfonctionnements de l'ouverture stomatique. Le potentiel osmotique est maintenu identique par une compensation du potassium par les autres cations inorganiques et les sucres solubles (majoritairement le saccharose et dans une moindre mesure le glucose et le fructose). L'augmentation des sucres dans les feuilles se poursuit et se combine à une moindre assimilation du carbone pour réduire encore la quantité d'assimilats disponibles pour les organes en croissance. Aux contraintes de transport des sucres et de développement des organes hétérotrophe s'ajoute une réduction de photosynthèse par fermeture stomatique et altération de la carboxylation. Ce dernier phénomène est avéré mais il n'est pas certain qu'il ait un impact sur la croissance de la plante. En effet si l'on considère les feuilles matures comme une source carbonée avec comme entrée l'assimilation et comme sortie l'exportation des sucres, alors l'accumulation des sucres dans les feuilles atteste que la réduction des entrées n'excède pas la réduction des exportations. En conséquence, **lorsque la carence en potassium devient sévère, le facteur limitant reste l'exportation des sucres.**

Globalement notre schéma en trois étapes est compatible avec les résultats obtenus par Reddy et Zhao (2005) à l'échelle du peuplement. Ces auteurs ont déterminé deux seuils: (i) en premier celui de 17 mg de potassium par Kg<sup>-1</sup> de MS foliaire est dessous duquel la croissance de la surface foliaire est ralentie (ii) et en second un seuil de 12 mg Kg<sup>-1</sup> en dessous duquel la photosynthèse est à son tour réduite. Cependant, les valeurs de ces seuils ne peuvent pas être validées par nos résultats puisque, concernant le premier seuil, la surface foliaire du traitement K1 de l'essai en serre est significativement réduite alors que la concentration moyenne en K des feuilles est de 18 mg Kg<sup>-1</sup>. Enfin, concernant le second seuil, à 50 jours après la levée, nous avons mesuré la photosynthèse d'une seule feuille alors que les Reddy et Zhao ont mesuré la photosynthèse du peuplement.

## Améliorations possibles de nos résultats

### *Rôle du K dans les mécanismes de l'expansion végétative*

Notre étude montre le rôle primordial du potassium dans l'exportation des sucres pour l'alimentation des organes hétérotrophes, en particulier des bourgeons végétatifs chez le cotonnier. Toutefois, s'agissant des mécanismes à l'œuvre elle suggère plutôt que ne démontre le rôle des sucres sur la régulation de la croissance foliaire des jeunes organes soit indirectement soit à travers un signal aux organes en formation (Rolland *et al.*, 2006), soit directement par la fourniture de « carburant » aux cellules en croissance. Rien n'exclut cependant que le défaut de croissance des apex ne puisse pas également être relié, au moins localement, à un problème de pression osmotique. Mengel (1982) a en effet montré que les apex de pois carencés en potassium souffraient d'une pression osmotique insuffisante qui réduisait l'élongation cellulaire, conduisant à une réduction du nombre de cellules et du potentiel de croissance de l'organe. Cette hypothèse reste valable et compatible avec nos résultats. Les sucres produits par les jeunes organes en croissance, bloqués à leur tour dans les feuilles peuvent contribuer progressivement au rétablissement du potentiel osmotique et expliquer que, passé 6 jours, les feuilles carencées en K ont une dynamique de croissance équivalente à leurs homologues non carencées. Des mesures de potentiel osmotiques des apex et de l'expression des gènes régulés par les sucres de plants modérément carencés en K constituent une perspective d'amélioration de nos connaissances.

### *Modélisation de la croissance végétative des plantes prenant en compte le statut*

#### *K des plantes*

Nos résultats sont une contribution à l'intégration des effets du potassium dans des modèles de croissance. En mettant en évidence le rôle primordial du potassium dans le transport des sucres ils indiquent par quelle entrée les modélisateurs devront prendre en compte les effets du potassium sur le cotonnier cultivé. La nature de la relation entre le potassium et l'exportation des sucres semble être, (i) continue, non soumise à un seuil comme c'est le cas pour la photosynthèse, (ii) non compensable par d'autres cations/anions ou composés organiques comme on l'observe pour la turgescence cellulaire. Nos résultats sont particulièrement intégrables dans les modèles qui calculent une taille potentielle de chaque organe en fonction des relations source/puits au moment de leur initiation comme Ecomeristem (Luquet *et al.*, 2006). La prise en compte de la réduction de la disponibilité en assimilats pour les bourgeons rendra compte de la majorité des effets de la déficience en K sur la croissance des feuilles et des entrenoeuds.

Nos résultats sur la photosynthèse et l'ouverture stomatique montrent que ces deux facteurs sont affectés par la carence en potassium mais uniquement à des niveaux de déficience élevés. Si des modèles sont conçus pour rendre compte de situations culturales dans lesquelles la déficience en potassium est modérée, la prise en compte de la réduction de la photosynthèse peut être négligée. En revanche, pour des modèles souhaitant rendre compte des niveaux de carence élevés une prise en compte des effets sur l'assimilation du CO<sub>2</sub> est nécessaire. Les modèles qui disposent de fonctions détaillées de la photosynthèse (Cropgrow, Gossym-Comax...), pourront prendre en compte les effets du potassium sur l'ouverture stomatique ainsi que sur l'accumulation des sucres et leur rétroaction négative sur la photosynthèse. Ainsi, Gossym-Comax calcule une photosynthèse nette variant en fonction du potentiel hydrique, de la lumière interceptée, de la photosynthèse et de la respiration (Hodges, 1998). Nos résultats montrent qu'il ne sera pas nécessaire de calculer les effets du K sur le potentiel hydrique ou la respiration mais qu'une prise en compte de la réponse de la photosynthèse à la lumière interceptée (Figure 22)

suffira à calculer l'offre en carbone. Naturellement, les modèles qui utilisent directement le RUE pour modéliser l'offre en carbone (Epic, Stics...), n'auront aucune difficulté à intégrer nos résultats. La répartition des assimilats utilisera nos résultats sur le SLW (Figure 28d) et les règles de répartition de la biomasse sèche dans la plante (Figure 31) pour modéliser la croissance des feuilles et le carbone disponible pour les organes hétérotrophes comme cela a été fait avec succès sur les données mesurées en hydroponie (Gérardeaux *et al.* 2009b).

Nous pouvons prédire les dysfonctionnements associés à une teneur moyenne en K dans les feuilles. Encore faut-il avoir une estimation précise de cette variable d'entrée. Si des modèles calculent l'offre en carbone à l'échelle de chaque organe, nos résultats seront peu exploitables car nous devrions connaître les règles de répartitions du K dans la plante et celles-ci sont fonctions de la nature et de l'âge de l'organe (Bednarz *et al.*, 1996). En revanche les modèles qui considèrent des peuplements et qui utilisent le LAI pour intercepter le rayonnement et calculer l'offre en carbone (Gossym-Comax, EPIC, CROPGROW...), pourront intégrer nos résultats.

Le cas de Gossym-Comax est un peu particulier puisqu'il utilise une combinaison du LAI, de la hauteur des plants et de la largeur de l'inter-rang pour calculer le rayonnement intercepté par le peuplement végétal (Baker *et al.*, 1983). Les modifications de l'architecture provoquées par la carence en K (Table 15) rendront nécessaire une étude complémentaire sur l'interception du rayonnement en fonction de la largeur des rangs et des niveaux d'alimentation en K. Des modifications de l'organogénèse et de l'architecture végétatives pourront être prises en compte grâce aux règles de retard de développement des organes (entrenoeuds et feuilles sur tige principale et sur branches, fruits) similaire à celle que les modèles utilisent pour l'azote ou le stress hydrique.

### ***Interaction avec d'autres stress***

Notre dispositif n'était pas conçu pour étudier finement toutes les interactions existantes entre le stress K et les autres stress abiotiques pris en compte dans les modèles, en particulier l'eau et l'azote. Des travaux spécifiques devraient être entrepris pour préciser les relations d'interactions entre ces stress sur le fonctionnement des plantes. Toutefois nous pouvons avancer quelques éléments en ce qui concerne le stress hydrique.

De nombreuses études ont montré le rôle du K dans la résistance à de nombreux stress abiotiques en particulier le stress hydrique. Le K est un élément important de résistance au stress hydrique, de par le rôle qu'il joue dans la détoxification des oxydes issues de la photosynthèse (Cakmak, 2005), dans l'ouverture stomatique (Dietrich *et al.*, 2001), le maintien du potentiel osmotique du système racinaire (Gulick et Cassman, 1989) et la stimulation des mécanismes adaptatifs basés sur les relations source/puits (Coker et Oosterhuis, 2000).

Dans nos conditions expérimentales de plein champs où les conditions hydriques ont été très limitantes, la modification des relations source/puits est probablement le mécanisme expliquant le mieux nos résultats. Nous avons en effet observé que la croissance foliaire était affectée par la carence en K alors que le RUE ne l'était pas. Ici encore notre hypothèse sur l'exportation des sucres est compatible avec les résultats observés. Elle est également conforme à d'autres études sur l'interaction entre le stress hydrique et la biodisponibilité du K chez le cotonnier (Coker *et al.*, 2002) qui ont démontré que l'application foliaire de K stimulait l'exportation des sucres hors des feuilles et que donc cela améliorerait les rendements d'autant plus fortement que les cotonniers étaient en situation de stress hydrique.

### **Perspectives pour la mise au point d'itinéraires techniques**

L'intégration des effets d'une carence en potassium dans les modèles de croissance des cultures de cotonnier permettra de mieux évaluer les potentialités des milieux. Elle donnera aux

agronomes souhaitant établir des diagnostics agronomiques une meilleure estimation du potentiel pédo-climatique de la culture. Ces modèles serviront également à affiner les besoins des plantes en potassium et permettront de revoir les recommandations de fertilisation.

Notre travail contribue à la mise en relation du statut potassique d'une culture de cotonnier avec sa capacité de production. En limitant l'alimentation en sucres des organes fructifères, la carence en potassium provoque des effets dépressifs sur la croissance des capsules et donc sur la qualité des fibres. Les effets reconnus d'une carence en potassium sur la qualité des fibres sont: une diminution de l'indice micronaire, de la longueur et de la maturité des fibres (Pettigrew *et al.*, 1996). Trois paramètres en étroite relation avec la quantité de cellulose déposée dans les parois cellulaires. Ces paramètres sont aussi ceux décrits par Dusserre (2002) qui analyse les effets de l'ombrage sur la qualité des fibres. Nous formulons donc l'hypothèse que lorsque la plante manque de potassium, la réduction de la surface foliaire, de l'assimilation carbonée et du transport des sucres vers les capsules sont responsables de la diminution de la qualité des fibres de coton. Le raisonnement que nous effectuons sur la qualité des fibres peut s'appliquer à la quantité de coton-graine. La diminution du nombre de capsules observée sur des cotonniers ayant manqué de potassium est due à une importante abscission fructifère, phénomène très sensible à la disponibilité en carbone des capsules. Nos résultats permettent ainsi d'enrichir la réflexion de ceux qui veulent atteindre des objectifs de production en quantité et en qualité en intervenant sur les milieux de culture (fertilisation, gestion des résidus, techniques de labour...).

Les pistes d'amélioration variétale recensées dans la littérature comme pouvant augmenter les rendements des cultures carencées en potassium proposent d'accroître la capacité des plantes à utiliser le potassium réputé non échangeable du sol, d'augmenter les capacités de substitution par d'autres cations, et enfin d'augmenter l'efficacité d'utilisation du potassium. Concernant cette dernière piste, notre étude éclaire le chemin à suivre. À l'échelle du peuplement, l'augmentation de la production de biomasse doit passer par une amélioration de l'indice foliaire. Lorsque, comme dans nos essais de plein champs, la carence en potassium a eu pour principal effet de réduire la capacité des plants et du peuplement à intercepter la lumière, la recherche d'une meilleure captation des ressources lumineuses, minérales et hydriques peut être envisagée par une augmentation de la densité et la sélection de variétés plus végétatives.

Une autre piste d'amélioration de l'efficacité d'utilisation du potassium réside dans l'augmentation de l'indice de récolte. La sélection de variétés pourrait se baser sur une caractérisation plus détaillée des relations source/puits car les difficultés de transport des assimilats que rencontrent les plants carencés en K provoquent de nombreuses abscissions fructifères. Ce phénomène pourrait être partiellement réduit par la sélection de variétés dont l'autotrophie des capsules serait renforcée. La contribution des stipules et des carpelles à la production de matière sèche de la capsule peut être accrue de même la réduction de la distance entre le fruit et sa feuille axillante permettrait d'améliorer la fourniture d'assimilats (variétés cluster). La sélection de variétés présentant des petites capsules peut aussi être une voie d'amélioration. Les relations que nous avons établies constituent des outils aidant à interpréter les résultats des essais variétaux (en fournissant des variables à mesurer) ou à prévoir le comportement de géotypes dans des situations de carence en potassium.

# REFERENCES

- Amtmann A, Hammond J, Armengaud P et White P, 2006. Nutrient sensing and signalling in plants: Potassium and phosphorus. *Adv Bot Res* 43, 209-257.
- Arkebauer T J, Weiss A, Sinclair T R et Blum A, 1994. In defense of radiation use efficiency: a response to Demetriades-Shah et al. (1992). *Agric For Meteorol* 68, 221-227.
- Asch F, Dingkuhn M, Dorffling K and Miezian K, 2000. Leaf K/Na ratio predicts salinity induced yield loss in irrigated rice. *Euphytica* 113, 109-118.
- Ashley D A et Goodson R D, 1972. Effect of time and plant K status on <sup>14</sup>C-labeled photosynthate movement in cotton. *Crop Sci* 12, 686-690.
- Ashley M, Grant M et Grabov A, 2006. Plant responses to potassium deficiencies: a role for potassium transport proteins. *J Exp Bot* 57, 425-436.
- Baker D, McKinion J M et Lambert J R, 1983. GOSSYM: a simulator of cotton crop growth and yield., S.C. Agric. Exp. Stn.
- Balling A et Zimmermann U, 2006. Comparative measurements of the xylem pressure of *Nicotiana* plants by means of the pressure bomb and pressure probe. *Planta*. 182, 325-338.
- Barber R G, 1979. Potassium fixation in some Kenyan soils. *Eur J Soil Sci* 30, 785-792.
- Barracough P B, 1993. Nutrient storage pool concentrations in plants as diagnostic indicators of nutrient sufficiency. *Plant Soil* 156, 175-178.
- Barracough P B et Leigh R A, 1993. Grass yield in relation to potassium supply and the concentration of cations in tissue water. *J Agric Sci* 121, 283-287.
- Bednarz C W, Oosterhuis D M et Derrick M, 1996. Partitioning of potassium in the cotton plant during the development of a potassium deficiency. *J Plant Nutr* 19, 1629-1638.
- Bednarz C W et Oosterhuis D M, 1998. Development of a protocol to study the effects of potassium deficiency in cotton under controlled environmental conditions. *J Plant Nutr* 21, 329-339.
- Bednarz C W, Oosterhuis D M et Evans R D, 1998. Leaf photosynthesis and carbon isotope discrimination of cotton in response to potassium deficiency. *Environ Exp Bot* 39, 131-139.
- Bednarz C W et Oosterhuis D M, 1999. Physiological changes associated with potassium deficiency in cotton. *J Plant Nutr* 22, 303-313.
- Benlloch-Gonzàles M, Arquero O, Fournier J M, Barranco D et Benlloch M, 2008. K<sup>+</sup> starvation inhibits water-stress-induced stomatal closure. *J Plant Physiol* 165, 623-630.
- Ben-Zioni A, Vaadia Y et Lips S H, 1971. Nitrate uptake by roots as regulated by nitrate reduction products of the shoot. *Physiol Plant* 24, 288-290.
- Berkowitz G A et Peters J S, 1993. Chloroplast Inner-Envelope ATPase Acts as a Primary H<sup>+</sup> Pump. *Plant Physiol* 102, 261-267.
- Black C C, Loboda T, Chen J Q et Sung S J S, 1995. Can sucrose cleavage enzymes serve as markers for sink strength and is sucrose a signal molecule during plant sink development. *American Society of Plant physiologists*, 49-64.
- Black C et Ong C, 2000. Utilisation of light and water in tropical agriculture. *Agric For Meteorol* 104, 25-47.
- Bonhomme R, 2000. Beware of comparing RUE values calculated from PAR vs solar radiation or absorbed vs intercepted radiation. *Field Crops Res* 68, 247-252.



- Braud M et Dubernard J, 1971. Influence de la nutrition potassique sur le comportement de trois variétés de *Gossypium hirsutum*. *Cot Fib Trop* 26, 437-440.
- Braud M, 1975. Le diagnostic foliaire et la nutrition potassique du cotonnier. *Cot Fib Trop* 30, 237-244.
- Brouder S M et Cassman K G, 1994. Evaluation of a mechanistic model of potassium uptake by cotton in vermiculitic soil. *Soil Sci Soc Am Proc* 58, 1174-1183.
- Burns I G, 1992. Influence of plant nutrient concentration on growth rate. Use of a nutrient interruption technique to determine critical concentrations of N, P and K in young plants. *Plant Soil* 142, 221-233.
- Buxton D R, Briggs R E, Patterson L L et Watkins S D, 1977. Canopy characteristics of narrow-row cotton as influenced by plant density. *Agron J* 69, 929-933.
- Cakmak I, 1994. Activity of ascorbate-dependent H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-scavenging enzymes and leaf chlorosis are enhanced in magnesium- and potassium-deficient leaves, but not in phosphorus-deficient leaves. *J Exp Bot* 45, 1259-1266.
- Cakmak I, Hengeler C et Marschner H, 1994a. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants. *J Exp Bot* 45, 1251-1257.
- Cakmak I, Hengeler C et Marschner H, 1994b. Partitioning of shoot and root dry matter and carbohydrates in bean plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium deficiency. *J Exp Bot* 45, 1245-1250.
- Cakmak I, 2005. The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. *J Plant Nutr Soil Sci* 168, 521-530.
- Camberato J J et Jones M A, 2005. Differences in potassium requirement and response by older and modern cotton varieties. *Better crops* 89, 18-20.
- Caporn S J M, Ludwig L J et Flowers T J, 1982. Potassium deficiency and photosynthesis in tomato. In: institute P (Ed.), *Plant Nutrition Proceeding of the 9th Congress International Potash Institute*, Antibes (France), pp. 78-83.
- Carroll M J, Slaughter L H et Krouse J M, 1994. Turgor potential and osmotic constituents of Kentucky bluegrass leaves supplied with four levels of potassium. *Agron J* 86, 1079-1083.
- Cassman K G, Kerby T A, Roberts B A, Bryant D C et Brouder S M, 1989. Differential response of two cotton cultivars to fertilizer and soil potassium. *Agron J* 81, 870-876.
- Cassman K G, Kerby T A, Roberts B A, Bryant D C et Higashi S L, 1990. Potassium nutrition effects on lint yield and fiber quality of Acala cotton. *Crop Sci* 30, 672-677.
- Cassman K G, 1999. Ecological intensification of cereal production systems: yield potential, soil quality, and precision agriculture. *PNAS* 96, 5952-5959.
- Chen J et Gabelman W H, 1995. Isolation of tomato strains varying in potassium acquisition using a sand-zeolite culture system. *Plant Soil* 176, 65-70.
- Clement-Bailey J et Gwathmey O C, 2007. Potassium effects on partitioning, yield and earliness of contrasting cotton cultivars. *Agron J* 99, 1130-1136.
- Coelho M B, 1998. Desarrollo de un modelo suelo-agua-planta para el cultivo del algodón. Departamento de Agronomía. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos y de Montes, Córdoba, p. 135.
- Coker D L et Oosterhuis D M, 2000. Yield response to soil and foliar fertilization of water-deficit-stressed cotton. In: Norman R J, Chapman S L (Eds.), *Arkansas Soil Fertility Studies 2000*. University of Arkansas Agricultural Experiment, Station Research Series, pp. 78-83.
- Coker D L, Oosterhuis D M et Brown R S, 2002. Yield and Physiological Response of Dryland and Irrigated. Cotton to Potassium Fertilization: A Four-Year Summary. AAES Research Series. Summaries of Arkansas Cotton Research.

- Constable G A, 1976. Temperature effects on the early field development of cotton. *Aust J Plant Physiol* 196, 905-910.
- Constable G A et Rawson H M, 1980. Effect of leaf position, expansion and age on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of cotton. *Aust J Plant Physiol* 7, 89-100.
- Constable G A, 1986. Growth and light receipt by mainstem cotton leaves in relation to plant density in the field. *Agric. For Meteorol* 37, 279-292.
- Conti T R et Geiger D R, 1982. Potassium nutrition and translocation in sugar beet. *Plant Physiol* 70, 168-172.
- Coopération M d l, 1991. Le coton en Afrique de l'Ouest et du Centre. Situation et perspectives. Paris. 60p.
- Crétenet M, Dureau D, Traoré B et Ballo D, 1994. Fertilité et fertilisation dans la région sud du Mali : du diagnostic au pronostic. *Agric Dég* 2, 4-13.
- Cuin T A, Miller A J, Laurie S A et Leigh R A, 2003. Potassium activities in cell compartments of salt-grown barley leaves. *J Exp Bot* 54, 657-661
- Dhindsa R S, Beasley C A et Ting I P, 1975. Osmoregulation in cotton fiber: accumulation of potassium and malate during growth. *Plant Physiol* 56, 394-398.
- Dietrich P, Sanders D et Hedrich R, 2001. The role of ion channels in light dependent stomatal opening. *J Exp Bot* 52, 1959-1967.
- Drew M C, 1975. Comparison of the effects of a localized supply of phosphate, nitrate, ammonium, and potassium on the growth of the seminal root system and the shoot in barley. *New Phytol* 75, 479-490.
- Dusserre J, Crozat Y, Warembourg F R and Dingkuhn M, 2002. Effects of shading on sink capacity and yield components of cotton in controlled environments. *Agron.* 22, 307-320.
- Eddleman B R, Benedict J H, Landivar J A, Ring D R, Lawlor D J, Lemmon H L, Gardiner D T et McBryde G L, 1991. ICEMM, an Integrated Crop Ecosystem Management Model: economic component. In: (USA) P-B C C (Ed.), *Cotton Engineering-Systems Conference*, San Antonio, Texas, pp. 460-462.
- Egilla J N, Davies F T J, Drew C J and Drew M C, 2001. Effect of potassium on drought resistance of *Hibiscus rosa-sinensis* cv. Leprechaun: Plant growth, leaf macro- and micronutrient content and root longevity. *Plant Soil* 229, 214-224
- Egilla J N, Davies F T J and Boutton T W, 2005. Drought stress influences leaf water content, photosynthesis, and water-use efficiency of *Hibiscus rosa-sinensis* at three potassium concentrations. *Photosynthetica* 43, 135-140.
- Ehleringer J R et Cerling T E, 1995. Atmospheric CO<sub>2</sub> and the ratio of intercellular to ambient CO<sub>2</sub> concentrations in plants. *Tree Physiol* 15, 105-111.
- Epstein E et Bloom A J, 2005. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives, 2nd Edn. In: inc S a (Ed.), Sunderland MA.
- Ericsson T, 1995. Growth and shoot:root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. *Plant Soil* 168-169, 205-214.
- Esteulle B et Perenne J, 1996. Production cotonnière africaine - campagne 2005-2006. Note de conjoncture, p. 2.
- Evans H J et Sorger G J, 1966. Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. *Annu Rev Plant Physiol* 17, 47-76.
- FAO, 2006. Scaling soil nutrient balances. agriculture department. FAO corporate document repository, rome, p. 21.
- Farquhar G D, Von Caemmerer S et Berry J A, 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*. 149, 78-90.
- Farquhar G D et Sharkey T D, 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol* 33, 317-345.

- Fischer R A, 2004. Stomatal opening: role of potassium uptake by guard cells. *Science* 160, 784-785.
- Fok M, 1997. Etat, production et exportation cotonnières, industrie textile et développement économique. Une histoire économique du coton/Textile dans le Monde., économie. Montpellier I, Montpellier, p. 720 +annexes.
- Fournier C, 2000. Modélisation des interactions entre plantes au sein des peuplements. Application à la simulation des régulations de la morphogénèse aérienne du maïs (*Zea mays* L.) par la compétition pour la lumière., INA-PG, Paris, p. 61.
- Gérardeaux E, Jordan-Meille L et Pellerin S, 2009a. Radiation interception and conversion to biomass in two potassium-deficient cotton crops in South Benin. *J Agric Sci* 147, 155-168.
- Gérardeaux E, Saur E, Porté A et Jordan-Meille L, 2009b. Effect of carbon assimilation on dry weight production and partitioning during vegetative growth of K-deficient cotton (*Gossypium hirsutum* L.) plants. *Plant Soil* (ss presse, version en ligne)
- Giaquinta R, 1977. Possible role of pH gradient and membrane ATPase in loading of sucrose into sieve tubes. *Nature* 267, 369-370.
- Goldschmidt E E et Huber S C, 1992. Regulation of photosynthesis by end-product accumulation in leaves of plants storing starch, sucrose, and hexose sugars. *Plant Physiol* 99, 1443-1448.
- Gormus O et Yucel C, 2002. Different planting date and potassium fertility effects on cotton yield and fiber properties in the çurkova region, Turkey. *Field Crops Res* 78, 141-149.
- Granier C et Tardieu F, 1998. Spatial and temporal analyses of expansion and cell cycle in sunflower leaves. *Plant Physiol* 116, 991-1001.
- Greenwood D J et Karpinets T V, 1997. Dynamic model for the effects of K-fertilizer on crop growth, K-uptake and soil-K arable cropping. 1. Description of the model. *Soil Use Manag* 13, 178-183.
- Gulick S H et Cassman K G, 1989. Exploitation of soil potassium in layered profiles by root systems of cotton and barley. *Soil Sci Soc Am J* 53, 146-153.
- Gutierrez A P, Pizzamiglio M A, Dos Santos W J, Tennyson R et Villacorta A M, 1984. A general distributed delay time varying life table plant population model: cotton (*Gossypium hirsutum* L.) growth and development as an example. *Ecol Model* 26, 231-249.
- Gwathmey O C et Howard D D, 1998. Potassium effects on canopy light interception and earliness of no-tillage cotton. *Agron J* 90, 144-149.
- Hearn A B et Constable G A, 1984. Cotton. In: Sons J W a (Ed.), *The physiology of tropical crops*, New York, pp. 495-527.
- Heerink N, 2005. Soil fertility decline and economic policy reform in Sub-Saharan Africa. *Land Use Policy* 22, 67-74.
- Heitholt J J, Pettigrew T et Meredith R J, 1992. Light interception and lint yield of narrow-row cotton. *Crop Sci* 32, 728-733.
- Henning H J, 2003. The effect of potassium deficiency on growth and N<sub>2</sub>-fixation in *Trifolium repens*. *Physiol Plant* 119, 440-449.
- Hermans C, Hammond J P, White P J et Verbruggen N, 2006. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends Plant Sci* 11, 610-617.
- Hicks S K et Lascano R J, 1995. Estimation of leaf area index for cotton canopies using the LICOR LAI-2000 plant canopy analyser. *Agron J* 87, 458-464.
- Ho L C, 1988. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 39, 355-378.
- Hodges H F, 1998. Gossym/Comax. In: Peart R M, Curry R B (Eds.), *Agricultural systems modeling and simulation*. Marcel Decker Inc., New York, USA, pp. 235-281.

- Hsiao T C, 1973. Plant responses to water stress. *Annu Rev Plant Physiol* 24, 519-570.
- Hsiao T C et Läuchli A, 1986. Role of potassium in plant water relations. In: Tinker B, Läuchli A (Eds.), *Adv Plant Nutr.* Praeger scientific, New York, pp. 281-312.
- Huber S C, 1984. Biochemical basis for effects of K-deficiency on assimilate export rate and accumulation of soluble sugars in soybean leaves. *Plant Physiol* 76, 424-430.
- Huber S C, 1985. Role of potassium in photosynthesis and respiration. In: Munson R D (Ed.), *Potassium Agric Am Soc Agron*, Madison, WI, pp. 339-369.
- Humble G D et Raschke K, 1971. Stomatal Opening Quantitatively Related to Potassium Transport: Evidence from Electron Probe Analysis. *Plant Physiol* 48, 447-453.
- Itoh K, Nakamura Y, Kawata H, Yamada T, Ohta E et Sakata M, 1987. Effect of osmotic stress on turgor pressure in mung bean root cells. *Plant Cell Physiol* 28, 987-994.
- Jackson B S, Arkin G F et Hearn A B, 1990. COTTAM: A cotton plant simulation model for an IBM PC microcomputer. NAL/USDA (United States of America), Beltsville, MD, USA.
- Jallas E, 1998. Improved model-based decision support by modelling cotton variability and using evolutionary algorithms. *Agriculture and Biological Engineering*. Mississippi State University, Mississippi, p. 238.
- James D W, Dhumal S S, Rumbaugh M D et Tindall T A, 1995. Inheritance of Potassium-Sodium Nutritional Traits in Alfalfa. *Agron J* 87, 681-686.
- Ji X, Van den Ende W, Van Laere A, Cheng S et Bennett J, 2005. Structure, Evolution, and Expression of the Two Invertase Gene Families of Rice. *J Mol Evol* 60, 615-634.
- Jordan-Meille L et Pellerin S, 2004. Leaf area establishment of a maize (*Zea mays* L.) field crop under potassium deficiency. *Plant Soil* 265, 75-92.
- Jordan-Meille L et Pellerin S, 2008. Shoot and root growth of hydroponic maize ( *Zea mays* L. ) as influenced by K deficiency. *Plant Soil* 304, 157-168.
- Kanai S, Ohkura K, Adu-Gyamfi J, Mohapatra P, Nguyen N, Saneoka H et Fujita K, 2007. Depression of sink activity precedes the inhibition of biomass production in tomato plants subjected to potassium deficiency stress. *J Exp Bot* 58, 2917-2928.
- Ker A, 1995. Farming systems of the african savanna. A continent in crisis. International Development Research Center, Ottawa, Canada.
- Kerby T A et Adams F, 1985. Potassium Nutrition of Cotton. In: Munson R D (Ed.), *Potassium. Agric Am Soc Agron*, Madison.
- Ko J, Piccinni G, Guo W et Steglich E, 2009. Parameterization of EPIC crop model for simulation of cotton growth in South Texas. *J Agric Sci* 147, 168-178.
- Koch K E, 2004. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. *Curr Opin Plant Biol* 7, 235-246.
- Koffi-Tessio E M, 1998. Regional variation in efficiency of fertiliser use: food crop production in Togo. In: Wossink G A A, van Kooten G C, Peters G H (Eds.), *Economics of Agro-Chemicals*, Ashgate, Aldershot, pp. 157-165.
- Kropff M J et Lotz L A P, 1993. Eco-physiological characterization of the species. In: Kropff M J, van Laar H H (Eds.), *Modelling crop-weed interactions*. CAB International, Wallingford, UK, p. 83-104.
- Kunst A, Draeger B et Ziegenhorn J, 1984. UV-methods with hexokinase and glucose-6-phosphate dehydrogenase, Weinheim, Deerfield Beach, Florida.
- Lacape J M, Wery J, Daniel J M, Annerose D J M et Jallas E, 1998. Analysis of cotton genotypic differences for plant responses to drought: relationships between the fraction of transpirable soil water (FTSW) and plant variables. In: Brown J M (Ed.), *Belwide Cotton Conference*. National Cotton Council of America, San Diego (USA), pp. 1383-1389.
- Lacape M J, 1998. Analyse écophysiolgique de la réponse variétale de cotonnier au déficit hydrique., *Biologie des systèmes intégrés*. ENSAM, Montpellier, p. 117.

- Läuchli A et Pflüger R, 1978. Potassium transport through plant cell membranes and metabolic role of potassium in plants. 11th congres potash institute, bern, pp. 111-163.
- Lawlor D W, 2002. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Ann Bot* 89, 871-885.
- Lecoeur J, Wery J, Turc O et Tardieu F, 1995. Expansion of pea leaves subjected to short water deficit: cell number and cell size are sensitive to stress at different periods of leaf development. *J Exp Bot* 46, 1093-1101.
- Lecoeur J, Wery J et Sinclair T R, 1996. Model of leaf area expansion in field pea subjected to soil water deficit. *Agron J* 88, 467-472.
- Leigh R A et Wyn Jones R G, 1984. A hypothesis relating critical potassium concentrations for growth to the distribution and functions of this ion in the plant cell. *New Phytol* 97, 1-13.
- Leigh R A, 2001. Potassium homeostasis and membrane transport. *J Plant Nutr Soil Sci* 164, 193-198.
- Leuning R, 1990. Modelling stomatal behaviour and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*. *Funct Plant Biol* 17, 159-175.
- Leuning R, 2002. Temperature dependence of two parameters in a photosynthesis model. *Plant Cell Environ* 25, 1205 - 1210.
- Liu F et Stützel H, 2004. Biomass partitionning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress. *Sci Hort* 102, 15-27.
- Liu Y, Sato T, O'Rourke B et Marban E, 1998. Mitochondrial ATP-dependent potassium channels : novel effectors of cardioprotection? *Circulation* 97, 2463-2469.
- Lizaso J I, Batchelor W D, Westgate M E et Echard L, 2003. Enhancing the ability of CERES-Maize to compute light capture. *Agric Sys* 76, 293-311.
- Lockart J A, 1965. An analysis of irreversible plant cell elongation. *Journal of theoretical biology* 8, 264-275.
- Longstreth D J et Nobel D J, 1980. Nutrient influences on leaf photosynthesis. Effects of nitrogen, phosphorus, and potassium for *Gossypium hirsutum* L. *Plant Physiol* 65, 541-543.
- Ludwig L J, Saeki T et Evans L T, 1965. Photosynthesis in artificial communities of cotton plants in relation to leaf area. I Experiments with progressive defoliation of mature plants. *Aust J Biol Sci* 18, 1103-1118.
- Luquet D, Dingkuhn M, Kim H K, Tambour L et Clément-Vidal A, 2006. EcoMeristem, a Model of Morphogenesis and Competition among Sinks in Rice. 1. Concept, Validation and Sensitivity analysis. *Funct Plant Biol* 33, 309-323.
- Maksymowich R, 1973. Cell enlargement and differentiation. In: Press C U (Ed.), *Analysis of Leaf Development*, Cambridge, UK, pp. 50-57.
- Mallarino A P, Bordoli J M et Borges R, 1999. Phosphorus and potassium placement effects on early growth and nutrient uptake of no-till corn and relationships with grain yield. *Agron J* 91, 37-45.
- Marquette J, 1986. Maintien et amélioration des rendements du maïs sur terres de Barre dans le Sud Togo. *Agron Trop* 41, 132-148.
- Marschner H, 1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic press, London.
- Marschner H, Kirkby E et Cakmak I, 1996. Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients. *J Exp Bot* 47, 1255-1263.
- Martin T, Chandre F, Ochoa O G, Vaissayre M et Fournier D, 2002. Pyrethroid resistance mechanisms in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) from West Africa. *Pest Biochem Physiol* 74, 17-26.
- Mauney J R, 1986. Vegetative growth and development of fruiting sites. *Cotton Physiology*. Mauney, J.R. Stewart, J. McD., Tennessee (USA), pp. 11-28.

- McKinion J M, Baker D N, Whisler F D et Lambert J R, 1989. Application of the GOSSYM/COMAX system to cotton crop management. *Agric Sys* 31, 55-65.
- Mengel K et Viro M, 1974. Effect of potassium supply on the transport of photosynthates to the fruits of tomatoes. *Physiol Plant* 30, 295-300.
- Mengel K, Secer M et Koch K E, 1981. Potassium effect on protein formation and amino acid turnover in developing wheat grain. *Agron J* 73, 74-78.
- Mengel K et Arneke W W, 1982. Effect of potassium on the water potential, the pressure potential, the osmotic potential and cell elongation in leaves of *Phaseolus vulgaris*. *Physiol Plant* 54, 402-408.
- Mengel K, 1984. Le potassium en physiologie végétale. *Acad. Agri. de France*, pp. 1365-1376.
- Mengel K et Kirkby E A, 2001. Principles of plant nutrition. Kluwer academy publishers.
- Moing A, Escobar-Gutierrez A et Gaudillère J P, 1992. Carbon Fluxes in Mature Peach Leaves. *Plant Physiol* 106, 591-600.
- Mollier A et Pellerin S, 1999. Maize root system growth and development as influenced by phosphorous deficiency. *J Exp Bot* 50, 487-497.
- Monteith J L, 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J Appl Ecol* 9, 747-766.
- Monteith J L et Moss C J, 1977. Climate and efficiency of crop production in Britain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 281, 277-294.
- Monteith J L, 1994. Validity of the correlation between intercepted radiation and biomass. *Agric For Meteorol* 68, 213-220.
- Monteith J L, 1996. The quest for balance in crop modeling. *Agr J* 88, 695-697.
- Moran N, 2007. Osmoregulation of leaf motor cells. *FEBS Lett* 581, 2337-2347.
- Morse S, Benett R et Ismael Y, 2007. Isolating the 'farmer' effect as a component of the advantage of growing genetically modified varieties in developing countries: a Bt cotton case study from Jalgaon, India. *J Agric Sci* 145, 491-500.
- Muller B, Stosser M et Tardieu F, 1998. Spatial distributions of tissue expansion and cell division rates are related to irradiance and to sugar content in the growing zone of maize roots. *Plant Cell Environ* 21, 149-158.
- Mullins G L, Reeves D V, Burnmester C H et Bryant H H, 1994. In-row subsoiling and potassium placement effects on root growth and potassium content of cotton. *Agron J* 86, 136-139.
- Mutsaers H J W, 1983. Leaf growth in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) 1. Growth in area of main-stem and sympodial leaves. *Ann Bot* 51, 503-520.
- Passioura J B, 1979. Accountability, philosophy and plant physiology. *Search* 10, 347-350.
- Patterson L L, Buxton D R et Briggs R E, 1978. Fruiting in cotton as affected by controlled boll set. *Agron J* 70, 118-122.
- Paul M J, Primavesi L F, Jhurrea D et Zhang Y, 2007. Trehalose Metabolism and Signaling. *Annu Rev Plant Biol* 59, 417-441.
- Peoples T R et Koch D W, 1979. Role of potassium in carbon dioxide assimilation in medicago sativa L. *Plant Physiol* 63, 878-881.
- Pervez H, Ashraf M et Makhadm M I, 2004. Influence of potassium nutrition on gas exchange characteristics and water relations in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Photosynthetica* 42, 251-255.
- Pettigrew W T, Heitholt J J et Meredith J W R, 1996. Genotypic interactions with potassium and nitrogen in cotton of varied maturity. *Agron J* 88, 89-93.
- Pettigrew W T et Meredith W R, 1997. Dry matter production, nutrient uptake, and growth of cotton as affected by potassium fertilization. *J Plant Nutr* 20, 531-548.
- Pettigrew W T, 1999. Potassium deficiency increases specific leaf weights and leaf glucose levels in field-grown cotton. *Agron J* 91, 962-968.

- Pettigrew W T, 2003. Relationships between insufficient potassium and crop maturity in cotton. *Agron J* 95, 13293-11329.
- Pettigrew W T, 2008. Potassium influences on yield and quality production for maize, wheat, soybean and cotton. *Physiol Plant* 133, 670-681.
- Pier P A et Berkowitz G A, 1987. Modulation of Water Stress Effects on Photosynthesis by Altered Leaf K<sup>+</sup>. *Plant Physiol* 85, 655-661.
- Pieri C et Olivier R, 1986. Assessment of K losses in tropical cropping systems of francophone Africa and Madagascar. Nutrient balance and the need for potassium., *Proceedings 13th Colloquium International Potash Institute. IPI, Basel, Switzerland, Reims, France*, pp. 73-92.
- Pieri C, 1989. Fertilité des savannes: Bilan de trente ans de recherche et de développement agricole au sud du Sahara. CIRAD/IRAT, Paris.
- Poss R, Fardeau J C et Saragoni H, 1997. Sustainable agriculture in the tropics: the case of potassium under maize cropping in Togo. *Nutr Cycl Agroecosyst* 46, 205-213.
- Poulisse J, 2007. Increased fertilizer use opportunities and challenges for food security in sub-Saharan Africa. In: FAO (Ed.), *13th AFA Int'l Annual Fertilizers*, Sharm El-Sheikh, Egypt.
- Pray C E, Huang J, Hu R et Scott R, 2002. Five years of Bt cotton in China – the benefits continue. *Plant J* 31, 423-430.
- Pretorius J C, Nieuwoudt D T et Eksteen D, 1999. Sucrose synthesis and translocation in *Zea mays* L. during early growth, when subjected to N and K deficiency. *S Afr J Plant Soil* 16, 173-179.
- Pujos A et Morard P, 1997. Effects of potassium deficiency on tomato growth and mineral nutrition at the early production stage. *Plant Soil* 189, 189-196.
- Rama R, 1986. Potassium requirement for growth and its related processes determined by plant analysis in wheat. *Plant Soil* 96, 125-131.
- Rao N R, 1986. Potassium requirements for growth and its related processes determined by plant analysis in wheat. *Plant Soil* 96, 125-131.
- Raunet M, 1973. Contribution à l'étude pédo-climatique des "terres de barre" du Dahomey et du Togo. *Agron Trop* 28, 1049-1068.
- Reddy V R, Acock B, Baker D et Acock M, 1989. Seasonnal leaf area-leaf weight relationships in the cotton canopy. *Agron J* 81, 1-4.
- Reddy K R, Hodges H F et Varco J, 2000. Potassium nutrition of cotton. In: Hearn R A (Ed.), *Bulletin 1094. Office of Agricultural Communications, Mississippi State University Division of Agriculture, Mississippi State*, pp. 1-10.
- Reddy K R et Zhao D, 2005. Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub> and potassium deficiency on the photosynthesis, growth, and biomass partitionning of cotton. *Field Crops Res* 94, 201-213.
- Rengel Z et Graham R D, 1995. Wheat genotypes differ in Zn efficiency when grown in chelate-buffered nutrient solution. *Plant Soil* 176, 307-316.
- Richard L, 1974. La fertilisation potassique en relation avec les autres facteurs de production. *Cot Fib Trop* 29, 183-198.
- Rognoni S, Teng S, Arru L, Smeekens S C M et Perata P, 2007. Sugar effects on early seedling development in *Arabidopsis*. *Plant Growth Regul* 52, 217-228.
- Roitsch T, 1999. Source-sink regulation by sugar and stress. *Curr Opin Plant Biol* 2, 198-206.
- Roitsch T, Ehne R, Goetz M, Hause B, Hofmann M et Krishna Sinha A, 2000. Regulation and function of extracellular invertase from higher plants in relation to assimilate partitioning, stress responses and sugar signalling. *Aust. J. Plant Physiol* 27, 815-825.
- Roitsch T et Gonzales M, 2004. Function and regulation of plant invertases: sweet sensations. *Trends Plant Sci* 9, 606-613.

- Rolland F, Baena-Gonzalez E et Sheen J, 2006. Sugar Sensing and Signaling in Plants: Conserved and Novel Mechanisms. *Annu Rev Plant Biol* 57, 675–709.
- Rook F et Bevan M W, 2003. Genetic approaches to understanding sugar-response pathways. *J Exp Bot* 54, 495-501.
- Rosenthal W D et Gerik T J, 1991. Radiation use efficiency among cotton cultivars. *Agron J* 83, 655-658.
- Ryoung S et Schachtman D P, 2004. Hydrogen peroxide mediates plant root cell response to nutrient deprivation. *Proc Nat Acad Sci* 101, 8827-8832.
- Sadras V O, 1996. Cotton responses to simulated insect damage: Radiation-use efficiency, canopy architecture and leaf nitrogen content as affected by loss of reproductive organs. *Field Crops Res* 48, 199-208.
- Sadras V O et Wilson L J, 1997. Growth analysis of cotton crops infested with spider mites: I. Light interception and radiation-use efficiency. *Crop Sci* 37, 481-491.
- Sanders J H, Shapiro B I et Ramaswamy S, (1996). *The Economics of Agricultural Technology in Semi-Arid Sub-Saharan Africa*. Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- SAS Institute Inc, 1997. *Users Guide: Statistics*. New York.
- Satter R, Morse M J, Lee Y, Crain R C, Coté G G et Moran N, 1988. Light and clock-controlled leaflet movements in *Samanea saman*: a physiological, biophysical and biochemical analysis. *Bot. Acta* 101, 205-213.
- Saragoni H, Poss R, Marquette J et Latrille E, 1992. Fertilisation et succession des cultures vivrière au sud-Togo. Synthèse d'une expérimentation de longue durée (1976-1989) sur Terre de Barre. *Agron Trop* 46, 107-120.
- Sawhney B L et Zelitch I, 1969. Direct determination of potassium ion accumulation in guard cells in relation to stomatal opening in light. *Plant Physiol* 44, 1350-1354.
- Scherer H et Schubert W S, 1982. Effect of potassium nutrition on growth rate, carbohydrate content and water retention in young wheat plants. *Z Pflanz Bodenk* 145, 237-245.
- Scholander P F, Hammel H T, Bradstreet E D et Hemmingsen E A, 1965. Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148, 339–346.
- Schröppel-Meier G et Kaiser W M, 1988. Ion homeostasis in chloroplasts under salinity and mineral deficiency. I. Solute concentrations in leaves and chloroplasts from spinach plants under NaCl or NaNO<sub>3</sub> salinity. *Plant Physiol* 87, 822-827.
- Sequeira R A, Sharpe P J H, Stone N D, El-Zik K M et Makela M E, 1991. Object-oriented simulation : plant growth and discrete organ to organ interactions. *Ecol Model* 58, 55-89.
- Shabala S et Newman I, 1999. Light-Induced Changes in Hydrogen, Calcium, Potassium, and Chloride Ion Fluxes and Concentrations from the Mesophyll and Epidermal Tissues of Bean Leaves. Understanding the Ionic Basis of Light-Induced Bioelectrogenesis I. *Plant Physiol* 119, 1115-1124.
- Sharp R E, Hsiao T C et Silk W K, 1990. Growth of the maize primary root at low water potentials. II. Role of growth and deposition of hexose and potassium in osmotic adjustment. *Plant Physiol* 93, 1337-1346.
- Sheldrick W F, Syers J K et Lingard J, 2002. A conceptual model for conducting nutrient audits at antional, regional, and global scales. *Nutr Cycl Agroecosyst* 62, 61-72.
- Sinclair T R et Muchow R C, 1999a. Occam's Razor, radiation-use efficiency, and vapor pressure deficit. *Field Crops Res* 62, 245-247.
- Sinclair T R et Muchow R C, 1999b. Radiation use efficiency. *Adv Agron* 65, 215-265.
- Singh D, Brar M et Brar A, 1992. Critical concentration of potassium in cotton (*Gossypium Hirsutum*). *J Agric Sci* 118, 71-75.
- Smeeckens S, 1998. Sugar regulation of gene expression in plants. *Curr Opin Plant Biol* 1, 230-234.



- Smil, V 1999. Crop residues: Agriculture's largest harvest. *Bioscience* 49, 4, 299-308
- Sommer R, Kienzler K, Conrad C, Ibragimov N, Lamers J, Martius C et Vlek P, 2008. Evaluation of the CropSyst model for simulating the potential yield of cotton. *Agron Sustain Dev* 28, 345-354.
- Sterling W L, Harstack A W et Dean D A, 1992. Texcim50: the Texas cotton-insect model. Texas Agricultural Experiment Station, College Station, Texas, USA.
- Stöckle C O, Donatelli M et Nelson R, 2003. CropSyst, a cropping systems simulation model. *Eur J Agron Modelling Cropping Systems: Science, Software and Applications* 18, 289-307.
- Subbarao G V, Wheeler R M, Stutte G W et Levine L H, 1999. How far can sodium substitute for potassium in red beet? *J Plant Nutr* 22, 1745-1761.
- Suelter C H, 1970. Enzymes activated by monovalent cations. *Science* 168, 789-795.
- Szczerba M W, Britto D T et Kronzucker H J, 2006. Rapid, Futile K<sup>+</sup> Cycling and Pool-Size Dynamics Define Low-Affinity Potassium Transport in Barley. *Plant Physiol* 141, 1494-1507.
- Talbott L D et Zeiger E, 1998. The role of sucrose in guard cell osmoregulation. *J Exp Bot* 49, 329-337.
- Tardieu F, Granier C et Muller B, 1999a. Modelling leaf expansion in a fluctuating environment: are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate? *New Phytol* 143, 33-43.
- Tardieu F, Granier C et Muller B, 1999b. Research Review - Modelling leaf expansion in a fluctuating environment: are changes in specific leaf area a consequence of changes in leaf expansion rate? *New Phytol* 143, 33-43.
- Tardieu F, Reymond M, Muller B, Granier C, Simonneau T, Sadok W et Welcker C, 2005. Linking physiological and genetic analyses of the control of leaf growth under changing environmental conditions. *Aust J Agric Res* 56, 937-946.
- Terry N et Ulrich A, 1973. Effects of potassium deficiency on the photosynthesis and respiration leaves of sugar beet. *Plant Physiol* 51, 783-786.
- Tester M et Blatt M R, 1989. Direct measurement of K<sup>+</sup> channels in thylakoid membranes by incorporation of vesicles into planar lipid bilayers. *Plant Physiol* 91, 249-252.
- Triboulot M B et Pritchard J, 1997. Effects of potassium deficiency on cell water relations and elongation of tap and lateral roots of maritime pine seedlings. *New Phytol* 135, 269-272.
- Trouverie J, Thévenot C, Rocher J P, Sotta B et Prioul J L, 2003. The role of abscisic acid in the response of a specific vacuolar invertase to water stress in the adult maize leaf. *J Exp Bot* 54, 2177-2186.
- Turner N C, 1997. Further progress in crop water relations. *Adv Agron* 58, 293-338.
- Van Volkenburgh E, 1999. Leaf expansion—an integrating plant behaviour. *Plant, Cell and Environment* 22, 1463-1473.
- Van Volkenburgh E et Boyer J S, 1985. Inhibitory effects of water deficit on maize leaf elongation. *Plant Physiol* 77, 190-194.
- Ve'ry A A et Sentenac H, 2003. Molecular mechanisms and regulation of K<sup>+</sup> transport in higher plants. *Annu Rev Plant Biol* 54, 575-603.
- Von Caemmerer S et Farquhar G D, 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. *Planta* 153, 433-451.
- Waclawovsky A J, Loureiro M E, Freitas R d, Rocha C d, Cano M A et Fontes E P, 2006. Evidence for the sucrose-binding protein role in carbohydrate metabolism and transport at early developmental stage. *Physiol Plant* 128, 391-404.
- Walker D J, Leigh R A et Miller A J, 1996. Potassium homeostasis in vacuolate plant cells. *Proc Natl Acad Sci U S A* 93, 10510-10514.

- Wang E, Robertson M J, Hammer G L, Carberry P S, Holzworth D, Meinke H, Chapman S C, Hargreaves J N G, Huth N I et McLean G, 2002. Development of a generic crop model template in the cropping system model APSIM. *European Journal of Agronomy* 18, 121-140.
- Wanjura D F, Buxton D R et Stapleton H N, 1970. A temperature model for predicting initial cotton emergence. *Agron J* 62, 741-743.
- Weng X, Zheng C, Xu H et Sun J, 2007. Characteristics of photosynthesis and functions of the water-water cycle in rice (*Oryza sativa*) leaves in response to potassium deficiency. *Physiol Plant* 131, 614-621.
- Winrock, 1992. Assessment of animal agriculture in sub-Saharan Africa. Winrock International, Morrilton, AR.
- World Bank, 2001. World Bank Africa Database 2001 CD-ROM. World Bank, Washington, DC.
- Wright P R, 1999. Premature senescence of cotton (*Gossypium hirsutum* L.)- Predominantly a potassium disorder caused by an imbalance of source and sink. *Plant Soil* 211, 231-239.
- Xi S et Lihua R, 1989. Effect of potassium fertilizer application on physiological parameters and yield of cotton grown on a potassium deficient soil. *Z Pflanz Bodenk* 152, 269-272.
- Xiao W, Sheen J et Jang J C, 2000. The role of hexokinase in plant sugar signal transduction and growth and development. *Plant Mol Biol Volume* 44, 451-461.
- XiaoYuan C, ZhiHong G, XiaoYing Liu et Luo Y, 2004. Effects of water stress on root/shoot relation and grain yield in winter wheat. *Acta agronomica sinica* 30, 723-728.
- Yu G R, Zhuang J et Yu Z L, 2001. An attempt to establish a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior and soybean plants grown in field. *J Plant Physiol* 158, 861-874.
- Zhao D, Oosterhuis D M et Bednarz CW, 2001. Influence of potassium deficiency on photosynthesis, chlorophyll content, and chloroplast ultrastructure of cotton plants. *Photosynthetica* 39, 103-109.